ANNOTATIONES ZOOLOGICAE JAPONENSES
Volume 21, No. 4—December 1942

Published by the Zoological Society of Japan

Die Entwicklung der hinteren Körperhälfte bei Urodelen

OSAMU NAKAMURA

Aus dem Zoologischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Kyoto

INHALTSVERZEICHNIS

VORWORT

Dem Münchener Anatom, W. Vogt, ist es zuerst gelungen, die prospektive Bedeutung aller Amphibienkeimregionen näher aufzuklären; mit der Methode der Vitalfärbung hat er zuerst bei Urodela *Triton* (1925) und dann bei Anura *Bombinator* (1929) ein wunderbares Schema der Topographie der präsumptiven Organanlagen der eben beginnenden Gastrula gegeben. Wie sein Schema den hauptsächlich mit den Eiern und Keimen dieser Tiergruppe arbeitenden Forschern förderlich war, darüber sind keine Worte zu verlieren. Auf allen Gebieten der Forschung kann man aber die Vervollkommnung von der Bemühung eines einzigen Forschers kaum erwarten, und wenn es ihm gelingt, ist es ein seltener Fall. Bezüglich des Schemas von Vogt sind nicht nur noch nähere Details sondern auch die Vervollständigung und die Verbesserung nötig, und zwar hat J. H. Bijtel (1930) die Verbesserung für die präsumptive

Schwanzanlage gegeben. Trotzdem kann man nicht behaupten dass die genügend verständliche Versöhnung zwischen dem Vogt'schen Schema und der oben genannten Verbesserung erreicht ist. Deshalb habe ich Herrn Osamu Nakamura, dem Verfasser dieser Veröffentlichung, eine diesbezügliche Aufgabe gestellt, und er hat sich 1938 und 1939 zur Laichzeit von *Triturus pyrrhogaster* mit der Farbmarkierung von sehr zahlreichen Keimen aufs äusserste bemüht. Mitte des Sommers 1939 hatte er die experimentelle Untersuchung einstweilen beendet, aber während er seine Resultate zusammenfasste, erreichte ihn der Einberufungsbefehl. Nun hat er mir den Entwurf überlassen und ist zum Militärdienst eingezogen. Sein auf japanisch und englisch geschriebener Entwurf war nichts anders als ein Memorandum, welches keineswegs für eine abgeschlossene Arbeit gelten konnte. Infolgedessen habe ich Herrn Dr. Tsuneo Yamada aus dem Zoologischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Tokyo mit der weiteren Zusammenfassung und dem Manuskript und Herrn Katsushirô Shimada, dem Zeichner vom Zoologischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Kyoto, mit der Zeichnung der Abbildungen beauftragt. So ist nunmehr diese Arbeit durch die Bemühung beider Herren vollendet und gelegentlich der Veröffentlichung bin ich an Stelle des Verfassers den beiden Mitwirkenden herzlich zu danken verpflichtet. In bezug auf das Literaturverzeichnis habe ich persönlich diejenige ausgewählt, welche ich für passend hielt, und die Erklärung sowohl der Textabbildungen wie auch der Tafel gegeben.

Prof. Yô K. Okada

Tokyo, im März 1942.

Einleitung

Die bahnbrechenden Untersuchungen von Vogt (1925–1929) bewahrten uns vor vielen falschen Vorstellungen der klassischen Embryologie. Einer von seinen bedeutendsten Beiträgen besteht wohl in eindeutiger Ablehnung des Wachstumszentrums wenigstens für die Primitiventwicklung von Amphibien. Es wurde mit der genialen Methode der vitalen Farbmarkierung gezeigt, dass bei Urodelen die hintere Körperhälfte, wie die vordere, durch Umlagerung und Ausmodellierung der präsumptiven Organanlagen gebildet wird, die als solche im frühen Stadium an der Keimoberfläche nachweisbar sind, nicht aber durch örtlich beschleunigtes Wachstum, wie die Theorie des Wachstumszentrums fordert. Zum gleichen Schluss kam Bijtel (1928–1931), als sie die Formbildung des Amphibienschwanzes mit der Methode Vogts näher analysierte.

In bezug auf die ursprüngliche Lage und Gestaltungsbewegung der einzelnen präsumptiven Organanlagen des hinteren Körperhälfte bestehen jedoch noch erhebliche Meinungsverschiedenheiten. Besonders über die Bildung der hinteren Somiten gehen die Ansichten auseinander. Nach Vogt (1926) befindet sich das Material der Schwanzsomiten in der lateralen Urmundlippe der Neurula, während nach Bijtel (1932) dasselbe Material im gleichen Entwicklungsstadium dorsal zum Urmund zu suchen ist. Noch dazu verneint Bijtel die von Vogt behauptete, nach-

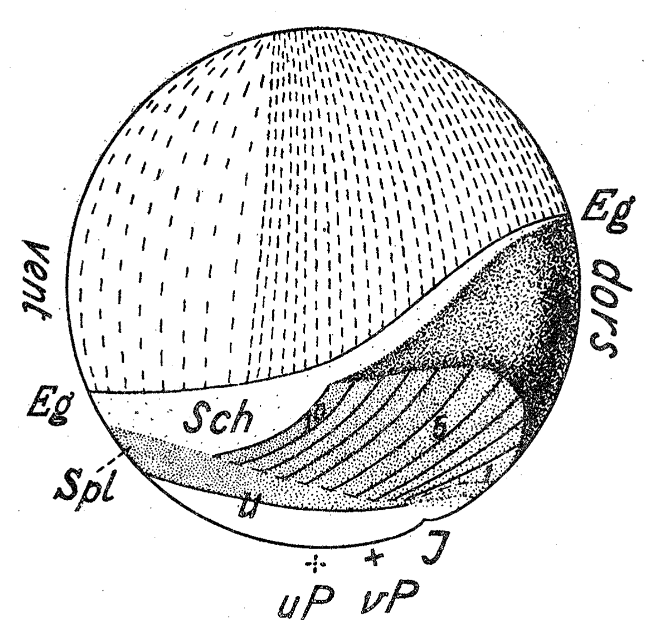


Abb. 1. Schema der Topographie der präsumptiven Organanlagen von Urodelen (*Triton* und *Pleurodeles*) beim Gastrulationsbeginn. Seitliche Ansicht. J: Invaginations rube; u: spätere Urmundrinne; Eg: Einstülpungsgrenze; vP: vegetativer Pol; uP: unterer Pol dieses Stadiums; Medullaranlage dicht gestrichelt; Hautektoderm weit gestrichelt; Chorda dicht punktiert; Mesoderm fein punktiert; das erst nach Blastoporusschluss einwandernde Material hell punktiert; Sch: Hauptmasse des Schwauzknospenmaterials; Ziffern 1 bis 10: Ursegmente; Spl: Seitenplatte. (Nach Vogt 1926, S. 72, Abb. 7.)

trägliche Invagination dieses Materials um die Urmundlippe. Folglich sind die beiden auch über die Lage der präsumptiven Schwanzsomiten in der beginnenden Gastrula verschiedener Meinung: Vogt (1926) bezeichnet einen ventrolateralen Bezirk der Randzone als präsumptive Rumpfschwanzknospe (Abb. 1, Sch), und stellt sich vor, dass der ventrolaterale Teil dieses Bezirkes das Schwanzsomitenmaterial besitzt, während der dorsale und dorsolaterale Teil desselben die Schwanzchordaanlage enthält. Bijtel (1932) ist dagegen der Ansicht, dass sich der ventrolaterale Teil

desselben Bezirkes zu den Hinterrumpfsomiten und der sowohl dorsale wie auch dorsolaterale Teil aber zu den Schwanzsomiten entwickeln. Demzufolge soll die Invaginationsgrenze nicht oberhalb des dorsalen Teiles sondern unterhalb desselben zu liegen kommen.

Bezüglich des Anlageplans der Gastrula ist heutzutage im allgemeinen das Schema von Vogt angenommen, während die Ansicht von Bijtel sowohl über die Lage des Schwanzmesoderms wie auch über die bei der Schwanzbildung auftretende Bewegung dieses Keimblattes dagegen für richtig gehalten wird. Dabei können die beiden Ansichten doch nicht nebeneinander bestehen bleiben; d.h. wenn die primitive Organanlage in solcher Lage liegen sollte, wie das Schema von Vogt zeigt, kann man kaum erwarten, dass das Schwanzmesoderm im Neurulastadium die von Bijtel bestimmte Lage hat, und es ist auch noch schwerer zu verstehen, wie bei der Schwanzbildung die von ihr behauptete Bewegung des Mesoderms sich vollziehen soll. Entweder muss die im Anlageplan Vogts befindliche Lage des Schwanzmesoderms oder dieselbe von Bijtel oder gar beide Ansichten müssen reformiert werden; sonst ist es unmöglich, eine widerspruchslose Ansicht darüber zu gewinnen, wie die Gestaltung des hinteren Körperteils vom Gastrulastadium bis zum Ende der Schwanzbildung verläuft. Ich habe daher das Problem in Angriff genommen, um die beiden gegenüberstehenden Ansichten in Ordnung zu bringen.

Tiefer Dank gebührt meinem hoch geehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Yô K. Okada für seine Anregung zu dieser Arbeit und stetiges Interesse, mit dem er den Fortgang der Untersuchung verfolgte. Ferner spreche ich meinen herzlichen Dank den Herren Dr. M. Ichikawa, und Dr. H. Takaya, sowie anderen Herren des Institutes aus, die in vielen Hinsichten die Untersuchung unterstützten.

Material und Methode

Das Hauptmaterial stellen die Keime von *Triturus pyrrhogaster* dar. Die an diesen Keimen gewonnenen Resultate wurden weiter an Keimen von *Hynobius nebulosus* und *H. retardatus* nachgeprüft. Die lokalisierte Vitalfarbmarkierung wurde nach Angaben von Vogt (1925) unter geringer Abänderung ausgeführt. Als Farbstoff wurden Nilblausulfat und Neutralrot verwendet.

Die *Triturus*-Keime wurden im Hauptteil der vorliegenden Untersuchung in den folgenden Stadien markiert:

Stad. 1: Der Dotterpfropf ist gerade ins Keiminnere vollständig hineingezogen; der Urmund senkrecht schlitzförmig (Abb. 2a).

Stad. 2: Die Neuralanlage wagerecht angedeutet; die Neuralrinne klar ausgebildet (Abb. 2b).

Stad. 3: Neuralwülste sind im kranialen Gebiet erschienen (Abb. 2c).

Stad. 4: Neuralwülste sind bis in das kaudale Gebiet gebildet (Abb. 2d).

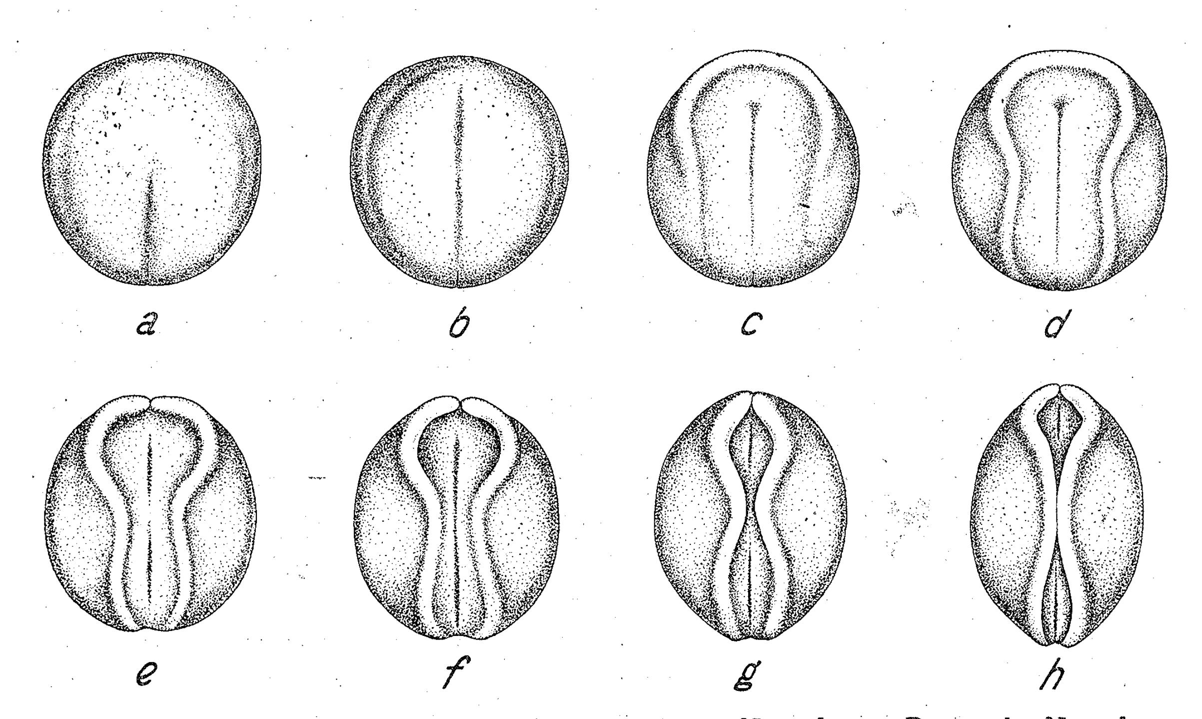


Abb. 2. a—h: Entwicklungsstadien der *Triturus*-Neurula von Beginn der Neuralrinne bis zum Schluss der Neuralfalte.

Stad. 5: Die Neuralanlage (Platte) in die Länge gestreckt, ihre kaudale Hälfte schmäler. Im kranialen Gebiet sind die Wülste aufgefaltet. Das Annähern der Wülste fängt in der Mitte des queren Hirnwulstes an (Abb. 2e).

Stad. 6: Die Neuralanlage noch stärker gestreckt; ihr Mittelstreifen sehr schmal (Abb. 2f).

Stad. 7: Die Neuralwülste sind bis in das kaudale Gebiet hoch aufgefaltet, und stehen im Nackengebiet dicht nebeneinander (Abb. 2g).

Stad. 8: Die beiderseitigen, sich annähernden Neuralwülste sind vereinigt, abgesehen von den Vorder- und Hinterenden der Neuralplatte (Abb. 2h).

Ausserdem wurden ältere Neurulen, junge Gastrulen und alte Blastulen verwendet.

Bemerkungen zur Terminologie

Um Verwechselung zu vermeiden, ist es wohl angebracht, einige Ausdrücke eindeutig zu definieren.

1) *Neuralplatte.* Unter diesem Wort verstehen wir das morphologisch als eine einheitliche Platte erscheinende System ohne Rücksicht auf das spätere Schiksal des Materials. Es wird im Folgenden gezeigt werden, dass dieses Gebilde nicht allein aus dem eigentlichen Material des späteren Neuralsystems, sondern daneben auch aus dem Material für Mesoderm des Hinterkörpers besteht.

2) *Neuralanlage.* Diese Bezeichnung soll ausschliesslich das eigentliche Material des späteren Zentralnervensystems bedeuten. Die Neuralplatte besteht also aus der Neuralanlage und dem Mesodermmaterial des Hinterkörpers.

3) *Sogenanntes Neuralrohr.* Damit ist das gesamte aus der Neuralplatte durch Zusammenschmelzen der Wülste entstandene Gebilde gemeint. Dieses enthält zunächst, wie wir später zeigen, in seinem kaudalen Teil das Material für das Schwanzmesoderm. Das sogenannte Neuralrohr besteht also aus der "Neuralanlage" und dem Schwanzmesodermmaterial.

4) *Schwanzseitenplatte.* Mit dem Ausdruck bezeichnen wir das unsegmentierte Schwanzmesoderm, das sich an die Schwanzsomiten ventral anschliesst.

Ergebnisse

I. Die prospektive Bedeutung des dorsal zum Urmund liegenden Materials der Neurula.

Ob in der Neuralplatte Somitenmaterial vorhanden ist, ist eine Frage, worüber bekanntlich viel diskutiert worden ist. Eng verbunden mit dieser Frage ist die ebenso ungeklärte Lage der prospektiven Schwanzspitze in der Neuralplatte. Bijtel (1928, 1932) behauptete auf Grund ihrer Markierungsversuche, dass das hinterste Fünftel der Neuralplatte die präsumptiven Schwanzsomiten darstelle, und das eigentliche Neuralmaterial auf vier vordere Fünftel beschränkt sei. Weiter ist sie der Meinung, dass die Grenze zwischen den beiden präsumptiven Gebieten später an die Spitze des Schwanzes komme. Vogt (1929), der das Vorhandensein des Somitenmaterials in der Neuralplatte verneinte, äusserte gegen Bijtel die Meinung, dass das prospektive Schwanzende 1–2 Urmundlängen kranial vom dorsalen Ende des Urmundes entfernt gelegen sei. Suzuki (1937) schloss sich der Meinung Vogts an, indem er auf den Unterschied der beiden Ansichten grossen Wert legte. Es sei jedoch

hervorgehoben, dass eine Auseinandersetzung hier nur erst dann am Platze ist, wenn man sich über das Verhältnis der von beiden Forschern bezogenen Masstäbe im klaren ist. Es ist nämlich doch nicht bekannt, ob ein Fünftel der Neuralanlage tatsächlich von 1–2 Blastoporuslängen unterscheidbar ist. Im Folgenden wollen wir uns mit diesem Fragenkomplex beschäftigen.

A. Versuche an Keimen von *Triturus pyrrhogaster*

a) *Vorhandensein und Ausdehnung des Somitenmaterials in der Neuralplatte; Die Lage des prospektiven Schwanzendes.* Das dorsal zum urmund angrenzende Gebiet der Neuralplatte wurde mit zwei oder mehreren Marken angefärbt. Die Strecke der kranialen Grenze der einzelnen Marke vom dorsalen Ende des Urmundes wurde gemessen und bezeichnet als d_1, d_2, d_3 u. s. w. in der kaudokranialen Reihenfolge, und in Beziehung gebracht sowohl mit der Urmundlänge (B) wie auch mit der gesamten Länge der Neuralplatte (N). Die Bewegung der Farbmarken in der weiteren Entwicklung wurde verfolgt. Als der Schwanz ausgebildet war, wurde der Embryo aufpräpariert und die feinere Lage der Farbmarken untersucht.

Drei typische Fälle seien näher beschrieben:

TT I A 81 (Abb. 3a u. a′). Einem Embryo wurde im Stad. 6 eine rote Marke an die dorsale Urmundlippe und eine blaue dicht kranial dazu angebracht. Dabei bestanden die folgenden Beziehungen:

$$d_1 = N/10 = B$$
$$d_2 = N/6 \doteqdot 2B$$

Als der Schwanz ausgebildet war, wurde der Embryo aufpräpariert. Die Somiten im hintersten Teil des Rumpfes und in zwei vorderen Dritteln des Schwanzes waren rot gefärbt. Die blaue Vitalfarbe war dagegen in den Somiten des hintersten Drittels des Schwanzes und in der hinteren Hälfte des Schwanzneuralrohres nachweisbar. In den Somiten war die Vitalfarbe dorsal stärker, ventral hin aber allmählich schwächer. In der Abb. 3a' ist das Neuralrohr dorsal zu Somiten schematisch aufgetragen. Obwohl die Vitalfarbe im Neuralrohr in der Wirklichkeit hauptsächlich auf das ventrale Gebiet beschränkt war, und infolgedessen bei der Seitenansicht nicht ohne weiteres festzustellen war, ist sie in der Abbildung einfachheitshalber so dargestellt, als ob sie bis in den dorsalen Teil des Rohres hinein vorhanden wäre (dasselbe gilt für die weiteren Abbildungen).

Aus diesen Befunden geht hervor, dass im Neurulastadium das Material für Schwanzsomiten, wenigstens zum Teil, dorsal zum Urmund

in der hinteren Region der Neuralplatte liegt. Es bestehen ferner Anzeichen dafür, dass das näher zum Urmund liegende Material (rote Marke) zur Bildung der vorderen Somiten, während das weiter vom Urmund entfernete (blaue Marke) zur Bildung der hinteren Somiten

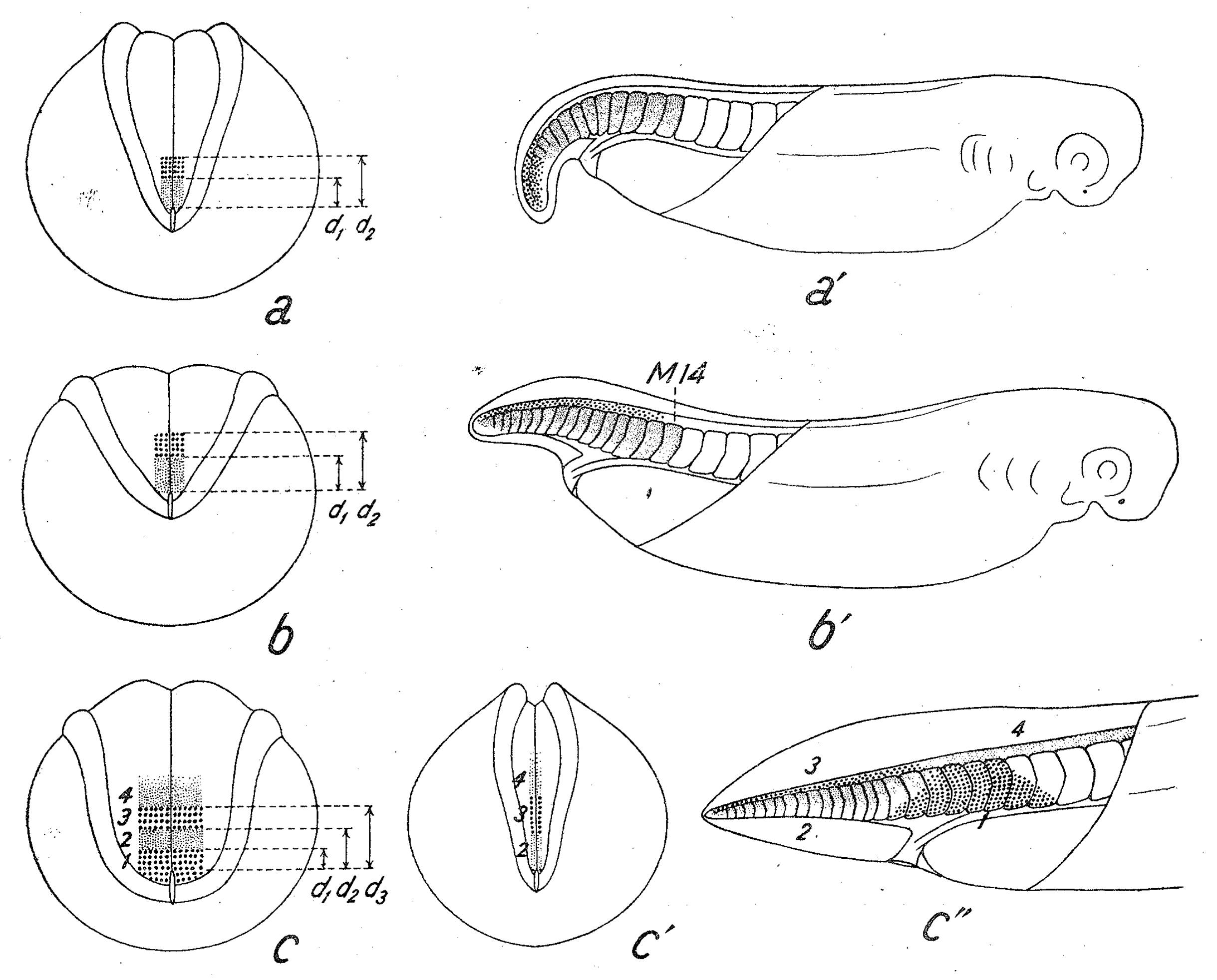


Abb. 3. Örtliche Farbmarkierung mit Agar als Farbträger an Keimen von *Triturus pyrrhogaster;* das dorsal zum Urmund anliegende Gebiet der Neuralplatte wurde in verschiedenen Stadien markiert. Blaue Markierung dick, rote fein punktiert. a und a′ : TTIA 81 Stad. 6 ; a : gleich nach der Anfärbung ; a′ : zugehöriges Spätstadium (Keim mit einem gut ausgebildeten Schwanz und ein Teil der Haut weggelassen). b und b′ : TTIA 20 Stad. 5 ; b : gleich nach der Anfärbung ; b′ : zugehöriges Spätstadium. c—c″ : TTIA 84 Stad. 4 ; c : gleich nach der Anfärbung ; c′ : zugehöriger Keim im etwas fortgeschrittenen Stadium ; c″ derselbe im ausgebildeten Schwanzstadium.

herangezogen wird. Betrachtet man ferner die anderen ähnlich angelegten Versuche, so lässt sich zeigen, dass je grösser der Wert von d_1 desto mehr nach hinten das rot gefärbte Gebiet der Somiten hineinreicht. Bei dem Fall, wo d_1 besonders gross ist, d.h. die Marke 1 besonders vorn

angebracht ist, werden die ganzen Schwanzsomiten wie der hinterste Teil des Neuralrohres mit dieser Marke erfasst. Diese Tatsache spricht dafür, dass in der Neuralplatte die spätere kraniokaudale Richtung des Somitenmaterials zu der des ganzen Embryos entgegengesetzt ist. Auf unser Beispiel zurückkommend, möchte ich darauf hinweisen, dass das prospektive Schwanzende ursprünglich im blau gefärbten Gebiet lag, und dass die Strecke zwischen dem prospektiven Schwanzende und Urmund (E) infolgedessen innerhalb der folgenden Grenzen liegen muss:

$$N/6 > E > N/10 \quad \text{oder} \quad 2B > E > B$$

TT I A 20 (Abb. 3b u. b′). Einem Keim im Stad. 5 wurde eine rote Marke auf den dorsalen Rand des Urmundes, und eine blaue kranial dazu angebracht. Dabei bestanden die folgenden Beziehungen:

$$N/7 > d_1 = 2B > N/8$$

$$N/4 > d_2 > N/5 \quad \text{oder} \quad 4B > d_2 > 3B$$

Der Embryo wurde nach der vollständigen Ausstreckung des Schwanzes operiert und näher untersucht. Die Myotome vom 14. und den folgenden Segmenten waren wenigstens in ihrer dorsalen Hälfte aus dem rot gefärbtem, ursprünglich dicht dorsal zum Urmund befindlichen Material, während das Schwanzneuralrohr aus dem blau gefärbten, weiter kranial gelegenen Material gebildet war. Da, wie ausgeführt, die kraniokaudale Achse des Somitenmaterials in der Neuralplatte derselben des ganzen Embryos entgegen gerichtet ist, muss das prospektive Schwanzende mit dem kranialen Rand der roten Marke zusammenfallen. Somit ist E mit d_1 gleichzusetzen, also

$$N/7 > E = 2B > N/8$$

TT I A 84 (Abb. 3c, c′ u. c″). Kaudaler Teil der Neuralplatte eines Embryos von Stad. 4 wurde mit einer aus vier Einzelmarken bestehenden Farbskala markiert. Die hinterste blaue Marke lag dicht an dem Urmundrand an. Kranial und entlang der Medianlinie folgten drei abwechselnd rot-blau-rote Marken. Die Strecken d_1, d_2 und d_3 standen mit B und N in den folgenden Beziehungen:

$$d_1 = N/14 \fallingdotseq B/2, \quad d_2 = N/7 \fallingdotseq B, \quad N/4 > d_3 > N/5$$

Im Laufe der Neurulation rollten die kaudalsten Zellen der Marke 1 um den Rand des Urmundes ins Keiminnere hinein, wobei die frühere Lage der Marke allmählich durch die vorn anschliessende, rote Marke ersetzt wurde. Im Stad. 8 (Abb. 3c′) war d_1 zu klein, um genau gemessen

werden zu können, während d_2 etwa N/9 entsprach und d_3 etwas länger als N/4 war. Später nach der Entwicklung des Schwanzes (Abb. 3c″) wurde die kaudalste blaue Marke in der Somitenregion des Rumpfes, die kranial anschliessende rote Marke (M. 2) in den Schwanzsomiten wiedergefunden. Die beiden kranialen Marken waren im Neuralrohr, und zwar die blaue (M. 3) in seinem Schwanzteil, die rote (M. 4) in seinem Rumpfteil vorhanden.

Aus diesen Befunden lässt sich wohl das Folgende schliessen: Im Stad. 4 befindet sich die Grenze zwischen der Somitenregion und dem präsumptiven Neuralrohr, d.h. das zukünftige Schwanzende, etwa N/7 ($E=d_2=N/7=B$) vom dorsalen Rand des Urmundes entfernt. Das Material der Neuralplatte, das zwischen dieser Grenze und dem Urmund lag, stellte also die präsumptiven Somiten dar, und zwar die kraniale (in bezug auf Vornhintenachse der Neurula) Hälfte dieses Feldes Schwanzsomitenmaterial, und die hintere Hälfte Rumpfsomitenmaterial.

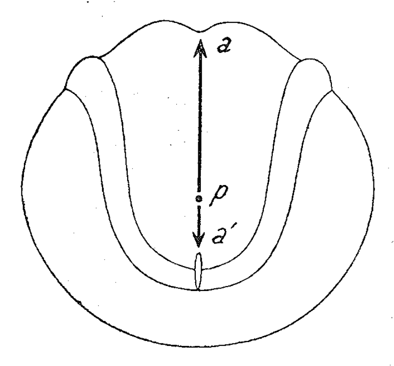


Abb. 4. Illustration der Neural-Somitengrenze (p) auf der Neuralplatte.

Dies steht mit dem oben über die Vornhintenachse des Somitenmaterials gesagten im vollständigen Einklang. Das entgegengesetzte gilt für das präsumptive Neuralrohr: Die kraniale Marke wurde später im Rumpf, die kaudale im Schwanz wiedergefunden. Die Vornhintenachse des Neuralrohrmaterials ist also mit derselben des Embryonalkörpers von vornherein gleichsinnig orientiert. Die vordere Grenze des Neuralmaterials vom Schwanz liegt nach dem vorliegenden Befunden N/4–N/5 entfernt vom dorsalen Rand des Urmundes, während seine hintere Grenze mit der Somiten-Neuralgrenze zusammenfällt.

Entsprechende Versuche wurden insgesamt 102 mal ausgeführt. Insoweit es sich um die Lage der präsumptiven Anlagen und die Vornhintenachse des Somitenmaterials handelt, haben alle Versuche mit dem obenerwähnten übereinstimmendes ergeben. In Tabelle 1 sind nun 43 Fälle dieser Versuchsreihe zusammengebracht, bei denen sich der Embryo

anscheinend normal entwickelte, und zu gleicher Zeit die Grenze des markierten Bereiches genügend deutlich erhalten war. Früher als Stad. 3 liess sich N nicht genau bemessen, weil der Umfang der Neuralplatte nicht klar abgegrenzt war. So fehlen in der Tabelle Angaben über Stad.

TABELLE 1.

Verhältnis von E (Strecke zwischen dem dorsalen Urmundrand und dem prospektiven Schwanzende) zu N (Länge der Neuralplatte) und zu B (Blastoporuslänge) in verschiedenen Neurulastadien.

	Protokollnummer	E/N	E/B
Stad. 3	TT I A 15	E/N>1/15	E/B>1/3
	TT I A 17	1/6>E/N>1/15	1>E/B>1/3
	TT I A 87	1/6>E/N>1/15	1>E/B>1/3
	TT I A 78	E/N>1/10	E/B>1/2
	TT I A 64	1/6>E/N>1/10	1>E/B>1/2
	TT I A 93	E/N>1/7	E/B≒1/2
	TT I A 66	1/7>E/N>1/11	1>E/B>1/2
Stad. 4	TT I A 11	1/5>E/N	2>E/B
	TT I A 45	1/5>E/N>1/5	3>E/B>1
	TT I A 75	1/6>E/N>1/13	2>E/B>1
	TT I A 19	1/6>E/N>1/12	3>E/B>1.5
	TT I A 22	1/7>E/N>1/15	3>E/B>1.5
	TT I A 16	1/7>E/N>1/13	2>E/B>1
	TT I A 50	E/N>1/11	E/B>1
	TT I A 59	E/N>1/10	E/B>1
	TT I A 84	E/N=1/7	E/B≒1
	TT I A 25	E/N≒1/8	E/B≒1
	TT I A 86	E/N=1/8	E/B≒1.5
	TT I A 76	E/N=1/9	1>E/B>1/2
	TT I A 90	E/N=1/9	1>E/B>1/2
Stad. 5	TT I A 65	1/6>E/N>1/12	1.5>E/B>0.7
	TT I A 74	1/6>E/N>1/11	2>E/B>1
	TT I A 83	1/7>E/N>1/10	2>E/B>1
	TT I A 20	1/7>E/N>1/8	E/B=2
	TT I A 54	1/7>E/N>1/8	3>E/B>2
	TT I A 56	E/N=1/8	E/B=2
Stad. 6	TT I A 73	E/N>1/10	E/B>1.5
	TT I A 79	1/6>E/N>1/10	3>E/B>1.5
	TT I A 81	1/6>E/N>1/10	2>E/B>1
	TT I A 71	E/N>1/9	E/B>2
	TT I A 51	E/N=1/8	E/B>2

TABELLE 1. (Fortsetzung)

	Protokollnummer	E/N	E/B
Stad. 7	TT I A 63	1/6>E/N	3>E/B
	TT I A 72	1/6>E/N>1/13	3>E/B>1.5
	TT I A 69	1/6>E/N>1/11	4>E/B>2
	TT I A 60	E/N>1/10	E/B>2
	TT I A 61	1/6>E/N>1/10	3>E/B>1.5
	TT I A 58	1/7>E/N>1/15	4>E/B>2
	TT I A 67	1/7>E/N>1/14	3>E/B>1.5
	TT I A 55	E/N=1/8	E/B≒2.5
	TT I A 47	1/8>E/N>1/16	2>E/B>1
	TT I A 49	1/8>E/N>1/15	2>E/B>1
Stad. 8	TT I A 68	1/5>E/N>1/10	4>E/B>2
	TT I A 21	1/6>E/N>1/15	3>E/B>1.5

1 und 2. In der Tabelle ist nun das Verhältnis von der Strecke zwischen dorsaler Urmundlippe und prospektivem Schwanzende (E) sowohl zu der Neuralplattenlänge (N) wie zu der Blastoporuslänge (B) aufgetragen. Wir wollen hier die beiden Verhältnisse etwas näher betrachten. Dabei muss man aber den Umstand nicht ausser Acht lassen dass sich aus unseren Versuchen meistens nur die Grenzen ergeben, innerhalb denen der Wert liegt. Nur in dem Fall, wo zufällig die Grenze der Farbmarken mit der prospektiven Neural-Somitengrenze zusammenfiel, kann man den Wert unmittelbar erfassen. So ist es zu verstehen, dass trotz der verhältnismässig grossen Zahl der Versuche nur wenige Fälle den Wert unmittelbar ergaben.

TABELLE 2.

Beziehung zwischen E/N und Entwicklungsstadium, wo die Grenze der Farbmarken mit der prospektiven Neurosomitengrenze zusamenfiel.

	E/N			
Stad.	1/7	1/7-1/8	1/8	1/9
3	1	—	—	—
4	1	—	2	2
5	—	2	1	—
6	—	—	1	—
7	—	—	1	—

E/N—In Tab. 2 sind die Fälle zusammengefasst, bei denen der Wert E/N direkt gemessen wurde,—also die Fälle, welche bei Beurteilung der Ergebnisse vor allem in Betracht kommen. Es geht daraus hervor,

dass im mittleren Neurulastadium E/N etwa 1/7–1/9 beträgt. Für spätere Stadien, d.h. Stad. 6–8, haben wir nur zwei Fälle, die gleicherweise den Wert 1/8 ergaben. Es ist aber wohl zu erwarten, dass weitere Messungen einen kleineren Wert als 1/9 geben werden. Diese Erwartung stützt sich auf folgende Überlegungen: es besteht nämlich die Tendenz, dass E/N im Laufe der Neurulation immer kleiner wird. So haben wir im Beispiel der Abb. 3c gesehen, dass E/N im Stad. 4 1/7 betrug, im Stad. 8 auf 1/9 reduziert war. Da uns aber Fälle bekannt sind, die schon im Stad. 4 den Wert 1/9 zeigen (Tab. 2), so ist zu erwarten, dass der Wert in späteren Neurulastadien kleiner als 1/9 werden kann. Andererseits geht aus Tab. 1 hervor, dass sich die untere Grenze von E/N in Stad. 6–8 zwischen 1/9 und 1/16 bewegt, dass aber in der Mehrzahl der Fälle E/N grösser als 1/10 bleibt. Es ist also anzunehmen, dass die untere Grenze des Wertes E/N in späterer Neurule um 1/10 liegt. Nach alledem bleibt der Wert E/N in den untersuchten Stadien meistens innerhalb der Grenzen von 1/6–1/10.

TABELLE 3.

Typische Werte von E/B in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Stadium	E/B
Stad. 3	$1 > E/B \geq 0.5$
Stad. 4	$1.5 \geq E/B \geq 1$
Stad. 5	$2 \geq E/B > 1$
Stad. 6	$3 > E/B > 1.5$
Stad. 7	$3 > E/B > 1.5$
Stad. 8	$3 > E/B > 2$

E/B—Auf Grund der in Tab. 1 wiedergegebenen Daten wurde Tab. 3 hergestellt, die die Grenzen für den typischen Wert von E/B in verschiedenen Stadien zeigt. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist aber der Wert grossen Schwankungen unterworfen, so dass einige Daten in Tab. 1 ausserhalb der hier gezeigten Wertgrenzen liegen.

b) *Verhaltnis von Blastoporuslänge zur Länge der Neuralplatte.* In Tab. 4 sind ferner alle verfügbare Daten in bezug auf das Verhältnis von Blastoporuslänge zu der Neuralplattenlänge zusammgestellt. In jedem Einzelstadium findet man die individuelle Variation sehr auffällig, und doch scheint der Wert B/N nach dem Fortschreiten des Stadiums abzunehmen, falls man über die gesamten Stadien einen Überblick gewinnt. Wohl ist die Variation hauptsächlich auf die der Blastoporuslänge zurückzuführen.

TABELLE 4.

Verhältnis der Blastoporuslänge zur Länge der Neuralplatte in verschiedenen Entwicklungsstadien.

	B/N														
Stad.	1/4	1/5	1/6	1/7	1/8	1/9	1/10	1/11	1/12	1/13	1/14	1/15	1/16 1/20	<1/20	Total
3	1	6	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14
4	—	1	—	1	2	—	2	2	2	4	1	3	2	1	21
5	—	—	—	—	1	1	2	—	1	—	—	2	4	1	11
6	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	1	3	4	1	13
7	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	1	10	2	17
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	4	11
Total	1	7	5	3	3	2	5	3	4	6	4	11	25	9	88

B. Versuche an Keimen von *Hynobius nebulosus*

HT A 10 (Abb. 5). Im mitteren Neurulastadium wurde der dorsale Urmundrand blau, die dicht kranial daran angrenzende Region rot markiert (Abb. 5a). Die vordere Grenze der rot gefärbten Region lag

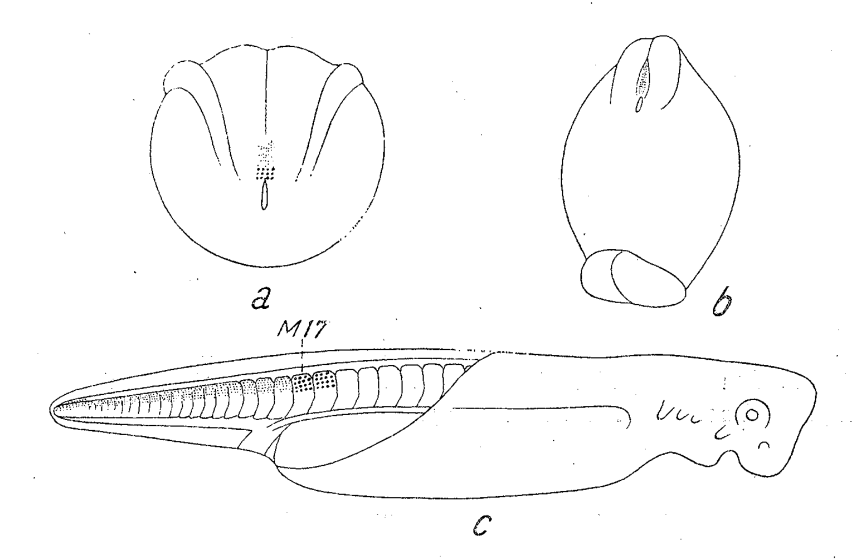


Abb. 5. Örtliche Farbmarkierung an einem Keim von *Hynobius nebulosus*. HTA 10. a: Mittlere Neurula gleich nach der Markierung; b: zugehöriger Keim im etwas fortgeschrittenen Stadium, in dem die Neuralplatte schliesst; c: derselbe Keim mit einem wohl ausgebildeten Schwanz.

N/9 entfernt vom Urmund. Weiter war die rote Marke doppelt so lang wie die blaue. Im Laufe der Neurulation rollte die blau markierte Region um die dorsale Urmundlippe ein, wobei ihre frühere Lage an der dorsalen

Lippe durch die rote Marke eingenommen wurde (Abb. 5b). Als der Schwanz ausgebildet war, war die blaue Marke in hinteren Rumpfsomiten (16.–17. Segment), während die rote zum Teil in Schwanzsomiten zum Teil im hintersten Teil des Neuralrohres zu finden war. In den Somiten war die Vitalfarbe auf den dorsalen Teil beschränkt.

Diese Beobachtungen stimmen mit den oben an *Triturus* gewonnenen Resultaten gut überein. Der Umfang des Somitenmaterials in der Neuralplatte ist aber allem Anschein nach hier beschränkter als bei *Triturus*.

C. Versuche an Keimen von *Hynobius retardatus*

HT A 14 (Abb. 6). Die dorsal Urmundlippe einer frühen Neurula wurde mit Nilblau markiert (Abb. 6a). Nach der Entwicklung des Schwanzes wurde das markierte Material in den Somiten des hinteren Rumpfes und der Schwanzwurzel nachgewiesen (15.–25. Segment, Abb. 6b). Die dorsale Urmundlippe der Neurula stellt also auch hier Somitenmaterial dar.

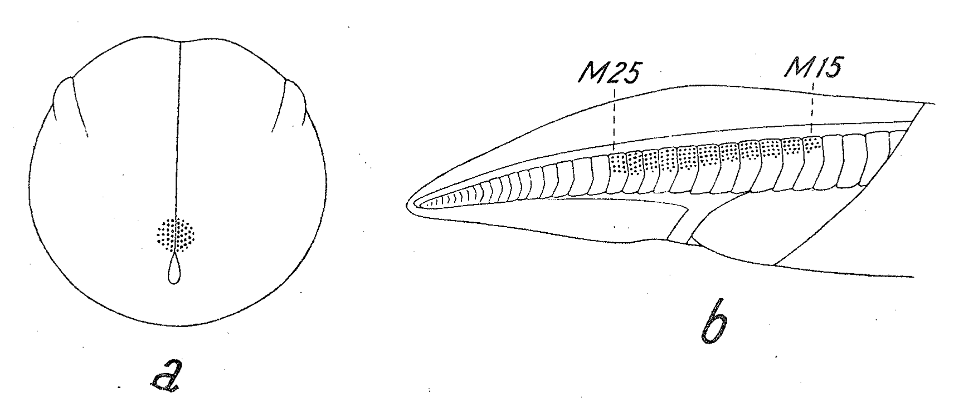


Abb. 6. Örtliche Farbmarkierung an einem Keim von *Hynobius retardatus*. HTA 14. a: Frühe Neurula, gleich nach der Markierung; b: hinteres Ende des zugehörigen Keimes mit einem wohl ausgebildeten Schwanz.

D. Erörterung der Ergebnisse

a) Aus den obenerwähnten Resultaten, geht ohne weiteres hervor, dass bei *Triturus* und *Hynobius*, Material für hintere Somiten dorsal zum Urmund in der Neuralplatte zu suchen ist. Dies steht im wesentlichen in Einklang mit den Beobachtungen von Bijtel und Woerdemann (1928) und Bijtel (1928–1931). Zu diesen Untersuchungen äusserte sich Vogt allerdings sehr skeptisch, indem er meinte: "Das von Bijtel und Woedemann abgebildete Versuchsergebnis kann ich mir nur aus einem Übergreifen der Farbe vom Medullarmaterial auf das erst später mit ihm in

Berührung gekommene Ursegmentmaterial erklären. "(1929, S. 421). Die vorliegenden Versuche lassen sich aber durch solche Annahme nicht erklären. Nach dieser Annahme wäre nämlich zu erwarten, dass die Farbmarken in den Somiten in der gleichen Reihenfolge liegen wie die in dem Neuralrohr. Wie wir oben gesehen haben, ist aber gerade das Gegenteil der Fall (vgl. z.B. Abb. 3c″). Einen anderen Gegenbeweis stellt der in Abb. 3 gezeigte Fall dar, wo allein die an dorsale Urmundlippe angebrachte Marke in den Somiten, während die mehr vorn angebrachte im Neuralrohr vorhanden ist. Ausserdem wurden, um die Möglichkeit des Farbübergreifens zu prüfen, alle Embryonen, bei denen eine Überfärbung vorzuliegen schien, sofort nach der Färbung geöffnet, und darauf untersucht, ob nicht die unterlagernde Schicht mitgefärbt war. Jedoch wurde keine solche sekundäre Färbung festgestellt. Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass für unsere Versuche die obenerwähnte Vermutung Vogts nicht zutrifft.

Andererseits lassen sich die Ergebnisse der Markierungsversuche von Vogt selbst mit unserer Ansicht gut erklären. Nehmen wir als Beispiel seine Abb. 2 in der Arbeit von 1926 (wie später von ihm bemerkt, war Abb. 2b mit 3b verwechselt). In diesem Versuch scheint, wie die Abbildung zeigt, die blaue Marke nicht nur die laterale, sondern auch die dorsale Urmundlippe umfasst zu haben. Eine rote Marke lag kranial zu dieser, etwa 1 oder 2 Urmundlängen von der Lippe entfernt (vgl. Vogt 1927, S. 495). Die blaue Marke war später nicht in der Neuralanlage sondern in den Somiten und der Seitenplatte zu sehen, während das kaudale Ende des Neuralrohres mit der roten Marke markiert war. In einem anderen Fall war von ihm festgestellt, dass das Material der Seitenplatte von der ventrolateralen Lippe abstammte. Dies spricht dafür, dass auch bei der von Vogt untersuchten Art, *Pleurodeles walti,* das dorsal zum Urmund liegende Material der Neurula die kaudalen Somiten liefert.

Es darf also wohl als festgestellt angesehen werden, dass bei Urodelen die sogenannte Neuralplatte keine einheitliche Organanlage darstellt, sondern aus wenigstens zwei völlig verschiedenen Anlagen, dem Neural- und Somitenmaterial, zusammengesetzt ist.

b) Wie in Abb. 4 wiedergegeben, ist die Vornhintenachse des kaudalen Somitenmaterials der Neuralplatte entgegen der Hauptachse des Embryos gerichtet, während dieselbe Achse des Neuralmaterials mit der Hauptachse gleichsinnig orientiert ist. Es folgt daraus, dass die Grenze zwischen den beiden Bezirken mit dem prospektiven Schwanzende zusammenfällt. Zu demselben Schluss gelangte Bijtel (1928, 1931) durch ihre Versuche an *Amblystoma*- und *Triton*-Keimen. In Einzelheiten über die Lage des prospektiven Schwanzendes weicht allderdings unsere

Ansicht von der von Bijtel ab. Nach Bijtel soll in der Neurula von *Amblystoma mexicanum* das prospektive Schwanzende ungefähr 1/5 Neuralplattenlänge kranial vom Urmund entfernt liegen. Nach unserer Messung beträgt diese Entfernung in der Neurula von *Triturus pyrrhogaster* 1/6–1/10 von Neuralplattenlänge. Dieser Unterschied ist wohl auf Materialverschiedenheit zurückzuführen.

Nach Vogt (1929) entspricht die Entfernung, in der Neurula von *Pleurodles,* ein bis zwei Urmundlängen. Ferner—nach Suzuki (1938)—gleicht die Entfernung, in der Neurula von *Hynobius tokyoensis,* der Urmundlänge. Diese Angaben stimmen mit unseren Messungen in Stad. 4 und 5 ungefähr überein (Tab. 3). Allerdings weist der Wert E/B, wie an der Tab. 1 ersichtlich, eine bedeutende individuelle Variation auf, so dass er als Bezugsmasstab nicht sehr zu empfehlen ist. Von diesem Standpunkte aus gesehen ist es fraglich, ob zwischen den genannten Angaben von Vogt und Bijtel ein wesentlicher Unterschied besteht. Somit erscheint der Auseinandersetzung Suzukis mit den Angaben von Vogt und Bijtel genügende Voraussetzung zu fehlen.

c) Bei allen hier beschriebenen Versuchen, wurde die an den dorsalen Urmundrand angebrachte Farbmarke nachher in den Somiten des hinteren Rumpfes wiedergefunden. Besonders eindeutig geht dies aus Abb. 3c, c′ und c″ hervor, wo die hintere Hälfte der dorsalen Marke das Somitenmaterial des Hinterrumpfes färbte. Dorsal zum Urmundrand sind also, entgegen der Meinung von Bijtel (1932), nicht nur die präsumptiven Schwanz- sondern auch die präsumptiven Hinterumpfsomiten vorhanden. Auf diesen Punkt kommen wir später nochmals zurück.

d) Ferner konnten wir feststellen, dass dieses Material der Hinterrumpfsomiten durch Einrollung um die Urmundlippe ins Keiminnere gelangt. Also ist die Einrollung auch in der Neurula nicht nur an der lateralen und ventralen Lippe, sondern auch an der dorsalen Lippe im Gang. Dieser wichtigen, aber von früheren Autoren übersehenen Tatsache kommt grosse Bedeutung zu, wenn man die Formbildungsvorgänge des Schwanzes gedanklich zu rekonstruieren versucht (vgl. unten).

e) Bei genauer Betrachtung der Tab. 1 mag die Frage aufkommen, warum der Wert E/N in der sich entwickelnden Neurula ungefähr konstant bleibt, trotz der fortdauernden Einrollung des umfangreichen Somitenmaterials am dorsalen Urmundrand. Dies ist einzig und allein auf die starke Streckung des Urmundrandmaterials während der Neurulation zurückzuführen. Die durch Einrollung verlorene Fraktion von E wird nämlich durch die Streckung des an Oberfläche zurückgebliebenen Somitenmaterials kompensiert. Eine entsprechende Streckung des Ur-

mundrandes wurde von Spemann (1918) und Goerttler (1925) bei *Triton* beobachtet.

II. Die prospektive Bedeutung des lateral und ventral zum Urmund liegenden Materials der Neurula

A. Versuche an Keimen von *Triturus pyrrhogaster*

a) *Markierung der Urmundlippe der Neurula.* In dieser Versuchsreihe wurde die Urmundlippe dorsal, dorsolateral, ventrolateral und ventral markiert, um die Bedeutung des dicht an Urmund angrenzenden Materials festzustellen. Einige Beispiele folgen:

Versuche im Stad. 1.

TT II A 9 (Abb. 7a u. a′). Beim Verschwinden des Dotterpfropfes wurde eine rote Marke dorsolateral und eine blaue dorsal bis dorsolateral zum Urmund angebracht. Während der Neurulation gelangten die beiden Marken ins Keiminnere. Im späten Schwanzknospenstadium wurde der Embryo aufpräpariert (Abb. 7a′). Die rote Marke war im Hauptteil von 7. Myotom, im ventralen Teil von 8. und 9. Myotom, die blaue in 8.–14. Myotom und am kaudalen Ende der Chorda nachweisbar (Abb. 7a′ Ch).

TT II A 37 (Abb. 7b u. b′). Im Stad. 1 wurde der ventrolaterale Teil der Urmundlippe blau und der dorsolaterale rot markiert. Die Marken wurden im Laufe der Neurulation um die Urmundlippe hineingerollt. In frühem Schwanzknospenstadium (Abb. 7b′) wurde die blaue Marke im ventralen Teil von 5.–7. Myotom, sowie im daran anschliessenden Nierengang wiedergefunden. Dorsaler Teil von 7. Myotom, grösster Teil von 8.–10. Myotom und weiter kaudal liegendes, noch unsegmentiertes Mesoderm waren dagegen mit der roten Farbe markiert.

TT II A 10. Kurz nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes wurde eine kleine Marke an den dorsalen Rand des Urmundes angebracht. Die während der Neurulation ins Keiminnere hineingewanderte Marke wurde später im dorsalen Gebiet von 10.–15. Myotom wiedergefunden. Die Chorda war vollständig frei von der Vitalfarbe.

TT II A 8 (Abb. 7c u. c′). In demselben Stadium auch wurden der hintere Rand des Urmundes blau und der von den daran angrenzenden, beiden Urmundseiten aus weit nach vorne liegende Teil rot markiert (Abb. 7 c). Dann waren auf dem frühen Schwanzknospenstadium die Myotome von den fünften bis zu den letzten ganz hindurch rot und sowohl

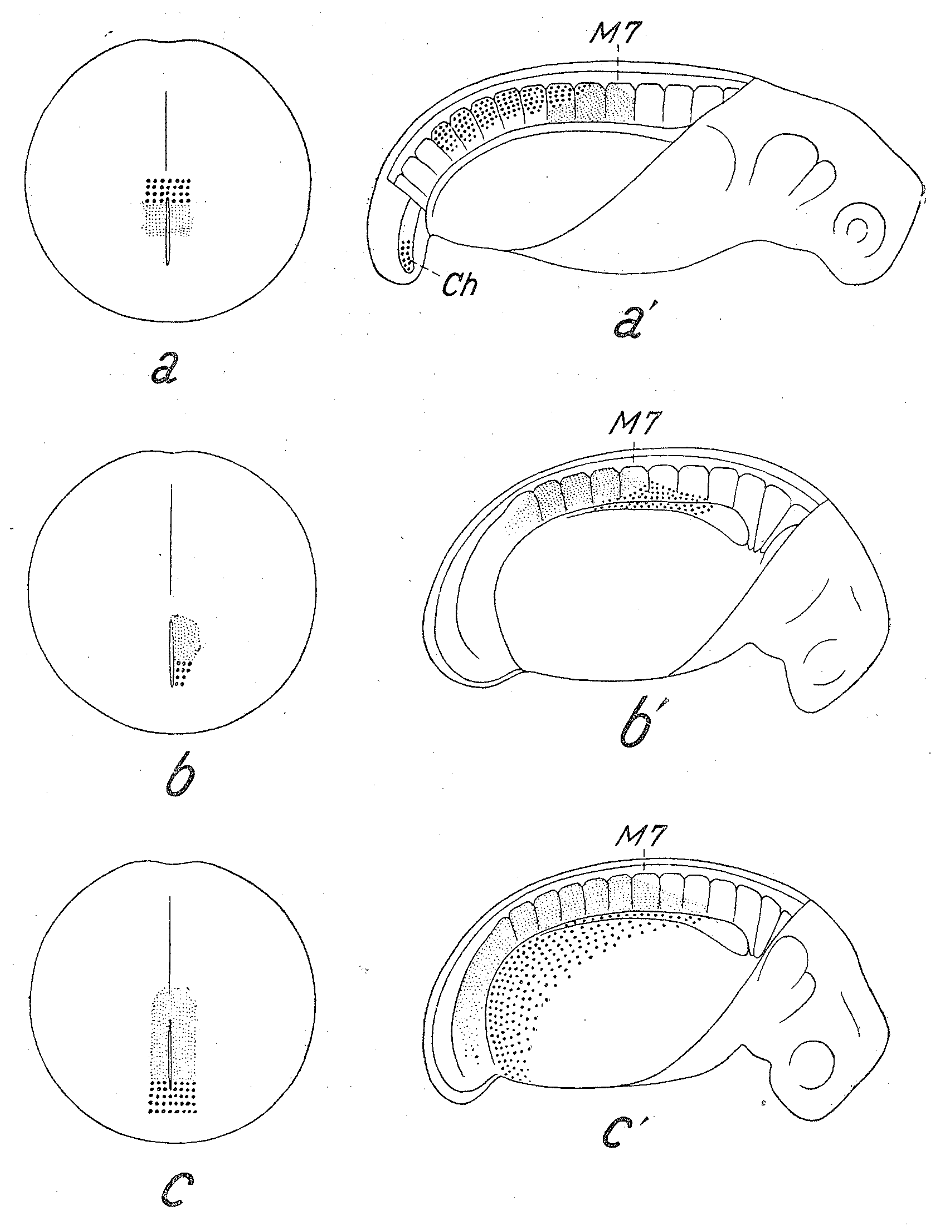


Abb. 7. *Triturus pyrrhogaster*. a u. a′ : TT II A 9 ; b u. b′ : TT II A 37 ; c u. c′ : TT II A 8. Farbmarkierung des Urmundumfangs kurz nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes in Stad. 1 der Neurula. a—c : Keime gleich nach der Anfärbung ; a′—c′ : zugehörige Keime meist mit frühen Schwanzknospen. Ch : Chorda.

die Nierengänge wie auch die daran angrenzende Seitenplatte blau gefärbt (Abb. 7 c′).

Versuche im Stad. 4.

TT II A 16 (Abb. 8a, a′ u. a″). Markierung der dorsalen und dorsolateralen Urmundlippe. Im Endstadium lag die dorsale, blaue Marke in

dorsomedianem Teil von 14.–23. Myotom, und die dorsolaterale, rote in ventrolateralem Teil von 12.–16. Myotom.

TT II A 19 (Abb. 8b u. b′). Die Urmundlippe wurde dorsolateral

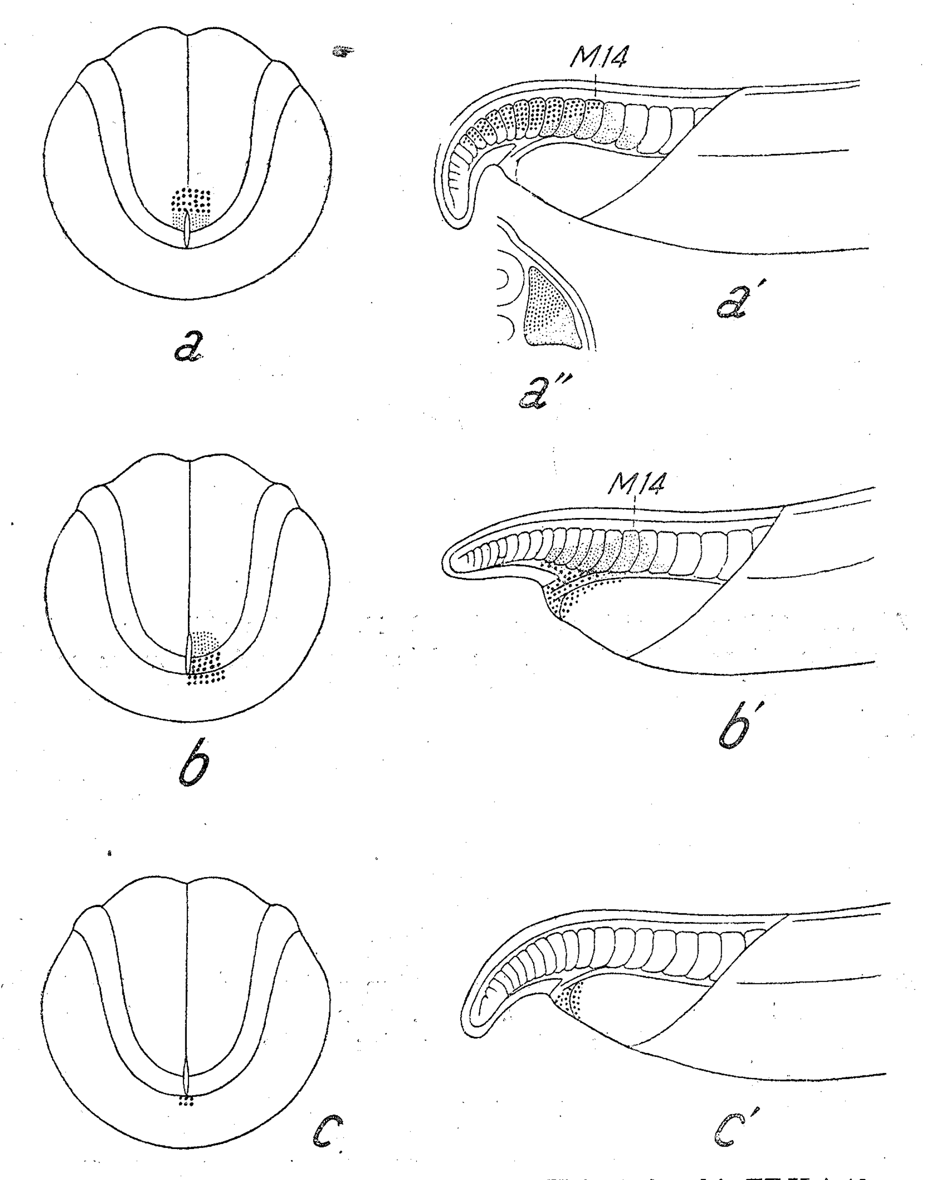


Abb. 8. *Triturus pyrrhogaster*. a—a″: TT II A 16; b u. b′: TT II A 19; c u. c′: TT I B 132. Farbmarkierung des Urmundumfangs der noch ein wenig älteren Keime als die der Abb. 7 (im Stad. 4 der Neurula). a—c: Gleich nach der Anfärbung; a′—c′: zugehörige Embryonen im Spätstadium mit einem gekrümmten Schwanz; a″: Teil eines Schnittes durch das etwa 15te Ursegment der Abb. 8 a′.

mit roter und ventrolateral mit blauer Marke beschickt (Abb. 8b). Als der Schwanz ausgebildet war, zeigte der ventrale Teil von 12.–19. Myotom die rote Marke. Die Seitenplatte einschliesslich des Vornierenganges war

hauptsächlich blau, dorsal aber rot gefärbt (Abb. 8b'). Ferner zeigte die Kloakenwand die blaue Farbe.

TT I B 132 (Abb. 8c u. c'). Eine kleine Farbmarke wurde an die ventrale Lippe angebracht. Sie gelangte nach der Ausbildung des Schwanzes sowohl in die anteroventrale Wand der Kloake wie auch in das hinterste Gebiet der Rumpfseitenplatte.

Versuche im Stad. 8.

TT I B 142 (Abb. 9a u. b). Die dorsale Urmundlippe wurde rot, die laterale und ventrale blau markiert (Abb. 9a). Das rot gefärbte

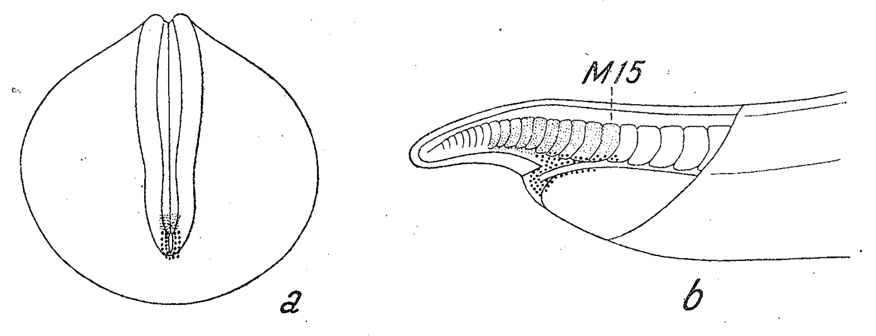


Abb. 9. *Triturus pyrrhogaster*, TT I B 142. Farbmarkierung des Urmundumfangs der Spätneurula (Stad. 8). a: Gleich nach der Anfärbung; b: hinteres Ende des zugehörigen Embryos mit einem etwas gekrümmten Schwanz.

Material bildete den Hauptteil von Hinterrumpf- und Schwanzsomiten (15. Segment und kaudalwärts). Die ventrale Kante von 14.–18. Myotom und die anschliessende Seitenplatte waren blau gefärbt. Die Kloakenwand zeigte gleichfalls blaue Farbe.

TABELLE 5.

Schicksal der an verschiedene Abschnitte der Urmundlippe angebrachten Farbmarke.
Ch: Chorda; S: Somiten (10.-S.: 10. und nachfolgende Somiten);
Stpl: Seitenplatte; Klo: Kloake.

Markierte Abschnitte der Urmundlippe	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	St. 7	St. 8
Dorsal	Ch 9.–S	11.–S	13.–S	14.–S	14.–S	15.–S	15.–S	15.–S
Dorso-lateral	7.–S	9.–S	11.–S	12.–S	13.–S	13.–S	14.–S	14.–S
Ventro-lateral	5.–S	8.–S	10.–S	Stpl	Stpl	Stpl	Stpl Klo	Stpl Klo
Ventral	Stpl	Stpl	Stpl	Stpl Klo	Stpl Klo	Stpl Klo	Stpl Klo	Stpl Klo

Zusammenfassung. In Tab. 5 sind die oben geschilderten Versuche mit den in anderen Stadien vorgenommenen Versuchen übersichtlich zusammen gefasst. Aus der Tabelle geht vor allem Folgendes hervor:

1) In früheren Stadien stellen die dorsale und die laterale Urmundlippe ausschliesslich das Somitenmaterial dar. Während der Neurulation verkleinert sich aber der Umfang des Somitenmaterials allmählich, so dass es schliesslich am Ende der Neurulation, auf die dorsale und die dorsolaterale Lippe beschränkt wird.

2) Das zu bestimmtem Zeitpunkt an der lateralen Urmundlippe vorhandene Material liefert später den ventralen Teil des Ursegmentes, dessen dorsales Material kurz vorher um die dorsale Urmundlippe eingerollt worden ist. Umgekehrt kann man auch sagen, dass das Material, das im gegebenen Moment um die dorsale Urmundlippe eingerollt wird, den präsumptiven dorsalen Teil der Myotome darstellt, dessen ventraler Teil von dem Material gebildet wird, das erst nachträglich die laterale Lippe passiert. Die Regel besteht selbstverständlich nur bei der jüngeren Neurula, in der die laterale Lippe das Somitenmaterial enthält.

3) Beim Verschwinden des Dotterpfropfes, befindet sich das Kaudalende der Chordaanlage am dorsalen Rand des Blastoporus. Kurz danach wird es aber hineingerollt, um seine frühere Stelle dem Material des 10. Myotomes abzugeben. Dies weist darauf hin, dass der dorsale Teil des präsumptiven 10. und nachfolgenden Myotomes zwischen dem präsumptiven Chordaende und der Neuralanlage eingeschaltet liegt.

4) Derjenige Teil des Urmundrandes, welcher weder zur Bildung der Chorda noch der Somiten verwendet wird, liefert das Material für Seitenplatte und Vornierengang. Die Kloake und die umgebende Epidermis wurden ausserdem vom Material geliefert, das ursprünglich an der ventralen Lippe lag. In keinem einzigen Fall wurden jedoch diese Gebilde gefärbt, ohne gleichzeitige Färbung der anschliessenden Seitenplatte. Andererseits wurde die Seitenplatte allein gefärbt, falls eine besonders kleine Farbmarke an die ventrale Lippe angebracht wurde. Es scheint also, als ob das Material der Seitenplatte dicht am ventralen Rand des Urmundes und das der Kloake daran distal anschliessend vorhanden ist.

b) *Das seitlich zur lateralen Urmundlippe liegende Material.* Oben wurde die Somitennatur der lateralen Lippe klar gemacht. Im Folgenden soll noch kurz die prospektive Bedeutung des lateral zu diesem Material liegenden Keimteiles berücksichtigt werden.

TT II B 11 (Abb. 10a u. a′). Im Stad. 1 wurde eine blaue Marke an den lateralen Rand des Blastoporus und daran lateral anschliessend eine rote Marke angebracht. Im späteren Schwanzknospenstadium wurde die blaue Marke im ventralen Gebiet von 5.–6. Myotom, sowie im dorsalen Gebiet von 7.–9. Myotom wiedergefunden (Abb. 10 a′). Die rote Vital-

farbe war dagegen im ventralen Gebiet von 7. und folgendem Myotom nachweisbar.

TT II B 33 (Abb. 10b u. b'). Färbung im Stad. 4. Dicht lateral zu einer blauen Marke, die die dorsolaterale Lippe markierte, wurde eine rote angebracht (Abb. 10b). Die blaue Marke liess sich später im ventralen Gebiet von 12 u. 13, sowie im dorsalen Gebiet von 14.–16. Myotom, während sich die rote Marke im ventralen Gebiet von 14.–24. Myotom sowie in der Seitenplatte der Schwanzregion wiederfinden.

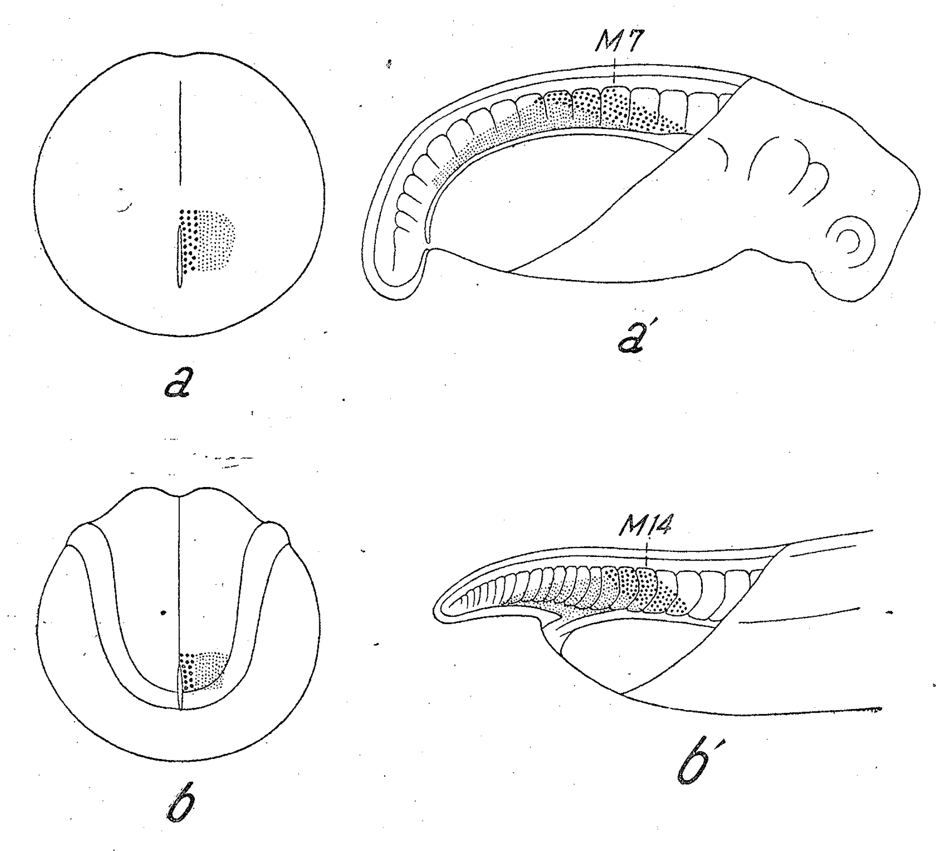


Abb. 10. *Triturus pyrrhogaster*, a u. a' : TT II B 11 ; b u. b' : TT II B 33. Farbmarkierung des seitlich zur lateralen Urmundlippe liegenden Materials. a : Frühes Neurulastadium gleich nach der Anfärbung ; a' : zugehöriges Spätstadium mit einer Schwanzknospe ; b : Mittleres Neurularstadium gleich nach der Anfärbung ; b' : hinteres Ende des zugehörigen Embryos mit einem etwas gekrümmten Schwanz.

c) *Anordnung der präsumptiven Somiten auf der Keimoberfläche.*
entfernt liegt, mehr kaudale Somiten als die durch das dicht am Rand des Blastoporus gelegenen Material gebildeten Somiten. Dabei geht aus dem lateralen Material, in Übereinstimmung mit den oben gesagten, der ventrale Teil der Somiten hervor.

c) *Anordnung der präsumptiven Somiten auf der Keimoberfläche.*
Insofern es sich mit der Verteilung des Somiten- und Seitenplatten-

materials auf der Oberfläche der Neurula handelt, lässt sich sagen, dass das *näher* zum Urmund liegende Material zum Aufbau des *vorderen* Gebietes, während das *weiter* vom Urmund entfernt liegende zum Aufbau des *hinteren* Gebietes verwendet wird. Anders ausgedrückt: die spätere kraniokaudale Achse des Mesoderms vom Hinterkörper an der Oberfläche der Neurula ist verkehrt gerichtet. Andererseits steht die präsumptive Somitengrenze keineswegs parallel zur dorsoventralen Achse des Embryonalkörpers. Dies geht aus den obenerwähnten Beobachtungen, dass die Grenze der Vitalfarbe, die ursprünglich rechtwinklig oder parallel zur Hauptachse des Keimes lief, im Endstadium nicht dorsoventral oder kraniokaudal, sondern immer schief zur Hauptachse orientiert wird (vgl. Abb. 3c–c″, 7b–b′, 8a–a′, 10a–a′, 10b–b′). Wie aus Abb. 10 zu ersehen ist (Farbgrenze zu beachten!), wird dabei eine ursprünglich parallel zum Urmund, also dorsoventral, laufende Linie später einen bestimmten Winkel mit der Somitengrenze (d.h. dorsoventrale Richtung) bilden, und

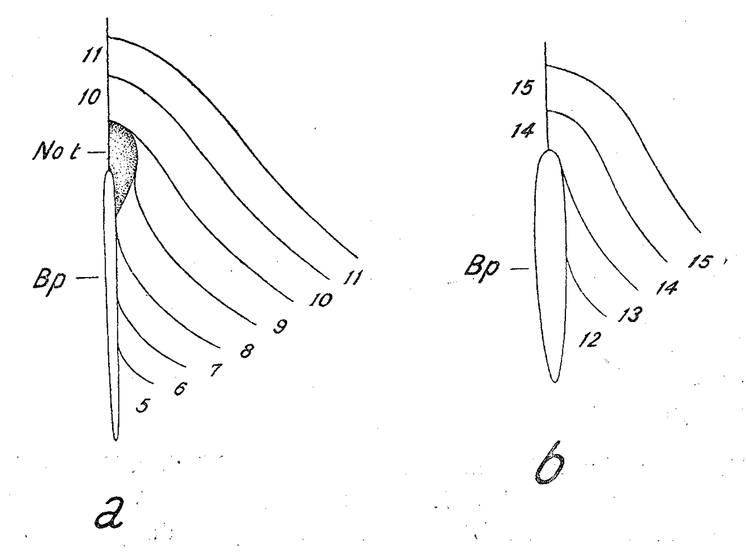


Abb. 11. Schema der Lokalisation der präsumptiven Ursegmente am Urmundumfang der frühen Neurula d.h. kurz nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes (a) und der späteren Neurula (b) bei *Triturus pyrrhogaster*. Bp: Urmund; Not: Chorda.

zwar so dass das dorsale Ende der Linie kaudal zum ventralen Ende zu liegen kommt. Eine zum Urmund rechtwinklig laufende Linie andererseits erfährt während der Einrollung eine solche Umdrehung, dass sie wiederum schief zur Somitengrenze orientiert wird, diesmal aber in der Weise, dass das ursprünglich dem Urmund nahe gelegene Ende dorsokranial, während das andere Ende ventrokaudal zu liegen kommt (vgl. insbesondere Abb. 8a–a′, Abb. 7a a′, b b′, Abb. 3c c′. Farbgrenze in den Somiten beachten!)

B. Versuche an Keimen von *Hynobius nebulosus*

HT II B 5 (Abb. 12 a u. a′). Im mittleren Neurulastadium wurde eine rote Marke an die dorsale und dorsolaterale Urmundlippe angebracht. Ferner wurde die ventrolaterale Lippe mit einer blauen Marke angefärbt. Ventral reichte diese Marke über das ventrale Ende des Urmundes hinaus (Abb. 12a). Als der Schwanz ausgebildet war, wurde die rote Marke in der dorsalen Hälfte von 16.–25. Myotom wiedergefunden, während die blaue Marke in der ventralen Hälfte von 15.–24. Myotom sowie in der Seitenplatte im proximalen Gebiet des Schwanzes (Abb. 12a′) wiedergefunden würde.

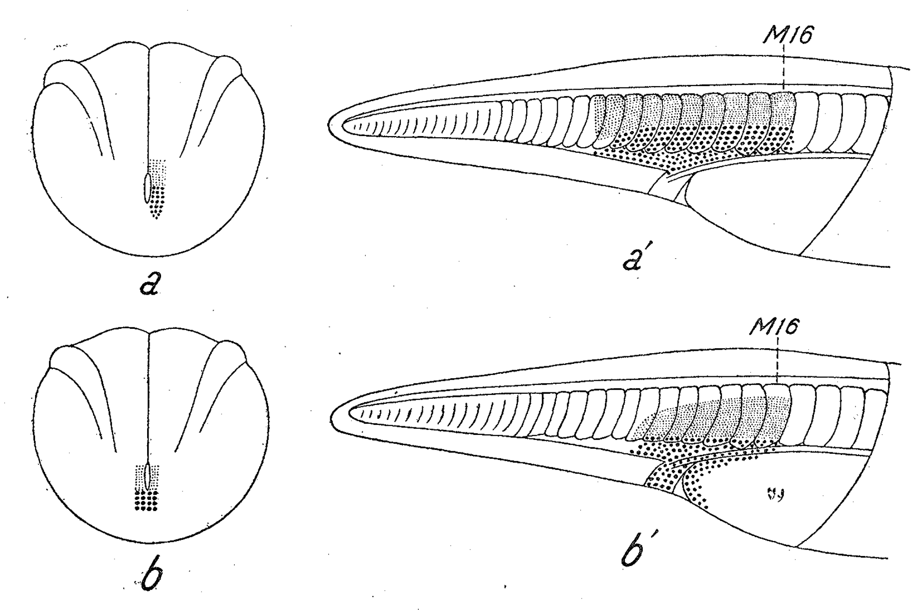


Abb. 12. *Hynobius nebulosus*. a u. a′: HT II B 5, b u. b′: HT II B 10. Zwei Fälle der Farbmarkierung des Urmundumfangs im mittleren Neurulastadium. a u. b: Gleich nach der Anfärbung; a′ u. b′: daraus entstandene Embryonen mit einem wohl ausgebildeten Schwanz.

HT II B 10 (Abb. 12b u. b′). Die Seitenlippen einer mittleren Neurula wurden rot, die ventrale Lippe blau markiert (Abb. 12b). Nach der Ausbildung des Schwanzes, war das rot gefärbte Material im ventralen 2/3 von 16.–22. Myotom zu beobachten. Die blaue Marke lag am ventralen Rand von 16.–21. Myotom und in der anschliessenden Seitenplatte (einschliesslich des Vornierenganges) sowie an der Kloakenwand.

Der ventrale Teil des 15. Myotomes im ersten Beispiel besteht aus gefärbtem Material, während der entsprechende Teil des zweiten Beispieles ungefärbt geblieben ist. Es fragt sich, ob bei beiden Versuchen diese Differenz unmittelbar auf die verschiedene Lage der Marke zurückzu-

führen ist. Dies scheint nicht der Fall zu sein. Denn wir haben noch einen Fall, in dem der entsprechende Teil frei von Vitalfarbe war, trotzdem die gesamte Seitenlippe von der Farbmarke bedeckt war. Ferner wurde in einem anderen Fall die zuerst die ventrolaterale Lippe markierende Farbe später im in Frage stehenden Bezirk wiedergefunden. In Anbetracht dieser Befunde bin ich zu der Ansicht geneigt, dass zu einem bestimmten Zeitpunkt in der mittleren Neurulationsphase vom Material des 15. Myotomes nur der präsumptive ventrale Teil an der Keimoberfläche bleibt, welcher jedoch im nächsten Momment ins Innere gelangt, um nicht mehr durch Markierung erreicht zu werden.

Dass die Seitenplatte der Rumpfregion und die Kloakenwand im zweiten Beispiel allein gefärbt wurden, weist auf die Herkunft dieser Gebilde aus der ventralen Lippe hin. Aus anderen Versuchen geht ferner

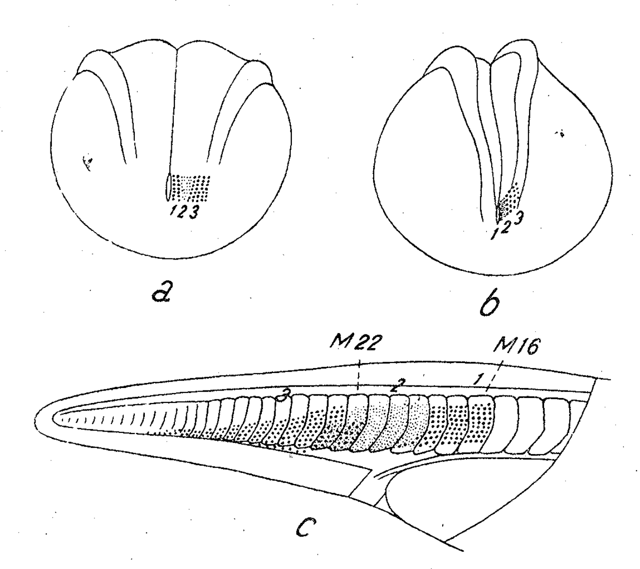


Abb. 13. *Hynobius nebulosus*, HTB 9. Farbmarkierung des seitlich zur Urmundlippe liegenden Materials. a : Mittleres Neurulastadium gleich nach der Anfärbung ; b : etwas weiter fortgeschrittenes Stadium ; c : hinteres Ende des zugehörigen Embryos im Spätstadium.

hervor, dass am Ende der Neurulation das Material für Seitenplatte vollständig invaginiert ist, während das Material für Kloakenwand noch am Rand des Blastoporus bleibt. Es ist also anzunehmen, dass im mittleren Neurulastadium das Seitenplattenmaterial am ventralen Rand des Blastoporus die präsumptive Kloakenwand dagegen weiter vom Urmund entfernt liegt.

Vergleicht man das Verhalten der Farbmarken von Abb. 5 und 12, so kann man wohl mit Recht behaupten, dass im mittleren Neurulastadium das an der Seitenlippe liegende Keimmaterial von *Hynobius* die Schwanz-

somiten (16. Segment und kaudalwärts) unter Mitwirkung von Material an der dorsalen Lippe hervorbringt. Dabei nimmt die dorsale Lippe an der Bildung des dorsalen Teiles des Myotomes teil, während die dorsolaterale das Material für ventralen Teil desselben liefert. Die ventrolaterale Lippe findet bei der Bildung des ventralen Teiles des Myotomes Verwendung, zusammen mit ventral anschliessendem Material.

HT B 9 (Abb. 13). Im mittleren Neurulastadium wurden drei Farbmarken lateral zum Urmund angebracht (Abb. 13a), indem eine blaue direkt am Rand des Blastoporus, daran lateral anschliessend eine rote, und weiter lateral wieder eine blaue Marke zu liegen kamen. Im späten Neurulastadium war die erste Marke fast vollständig eingerollt, während die noch an der Oberfläche verbliebenen Marken durch dorsale Konvergenz und Streckung wesentlich schmäler geworden waren. Das Aufpräparieren des Embryos nach der Ausbildung des Schwanzes zeigte, dass der grösste Teil von 16.–18. Myotom und ventraler Teil des 19. blau, 19.–21. rot, 22.–23. blau und rot gemischt, und 24. und folgendes Myotom bis zur Schwanzmitte und anschliessende Seitenplatte blau gefärbt waren.

Aus diesem Beispiel geht auch hervor, dass das dicht an Urmund angrenzende Material auch im Bereich der lateralen Lippe die Rumpfsomiten, das weiter vom Urmund entfernte dagegen die Schwanzsomiten hervorbringt. Ferner lässt sich feststellen, dass das Rumpfsomiten-

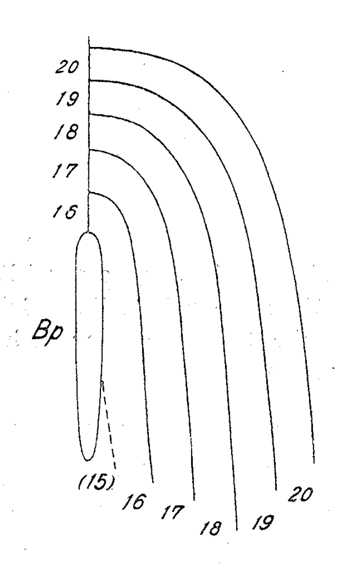


Abb. 14. Schema der Lokalisation der präsumptiven Ursegmente am Urmundumfang der frühen Neurula von *Hynobius nebulosus*. Bp: Urmund.

material im Laufe der Neurulation invaginiert wird, und dass das Schwanzsomitenmaterial jedoch noch im späten Neurulastadium an der Keimoberfläche bleibt.

Die ursprünglich dorsale und ventrale Grenze der Farbmarken in Abb. 5, 12a und 12b läuft im Endstadium ungefähr parallel zur kranio-

kaudalen Achse, und die ursprünglich seitliche Grenze derselben parallel zur dorsoventralen Achse. Diese Befunde scheinen dafür zu sprechen, dass bei *Hynobius nebulosus*, die Grenzlinie der präsumptiven Somiten im Neurulastadium ungefähr parallel zum Urmund läuft (Abb. 14).

C. Erörterung der Ergebnisse

a) In bezug auf die morphogenetische Bedeutung der Urmundlippen der Neurula haben die Versuche an *Triturus*- und *Hynobius*-Keimen im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse geliefert. Im grossen und ganzen kann man sagen, dass die Seitenlippe, wenigstens ihre dorsale Region, unter Zusammenwirkung der dorsalen Lippe die Somiten hervorbringt, während die ventrale Lippe die Seitenplatte einschliesslich des Vornierenganges liefert. Die genaue Lage der Grenze zwischen Somiten- und Seitenplattenmaterial wechselt aber je nach dem Versuchsobjekt: Im mittleren Neurulastadium liegt die Grenze bei *Triturus* etwa in der Mitte der lateralen Lippe, bei *Hynobius* aber zwischen der ventralen und ventrolateralen Lippe. Auf diese Differenz ist aber kein grosser Wert zu legen; denn wir wissen, dass auch bei *Triturus* im frühen Neurulastadium das Somitenmaterial die ganze dorsale und laterale Lippe einnimmt. Dieses konvergiert jedoch im Laufe der Neurulation allmählich dorsal, so dass es im mittleren Neurulastadium nur auf die dorsale Hälfte der Urmundlippe beschränkt wird.

Vogt (1926) und Bijtel (1932) haben auch angegeben, dass die Seitenlippen der Urodelenneurula die präsumptiven Somiten enthalten. Insofern sind alle Ergebnisse einschliesslich der hier vorliegenden übereinstimmend. In bezug auf die nähere Verteilung der präsumptiven Somiten innerhalb der Seitenlippen bestehen jedoch Meinungsverschiedenheiten zwischen den Autoren. Vogt ist der Ansicht, dass in der Neurula von *Pleurodeles* Somitenmaterial in der ventrolateralen Lippe lokalisiert ist. Bijtel schliesst dagegen diesen Abschnitt der Seitenlippe für Somitenmaterial aus, und lässt dieses aus der ganzen übrigen Seitenlippe sowie aus der dorsalen entstehen. Diese Differenz könnte aber auf verschiedenes Versuchsmaterial zurückgeführt werden. Aus unseren eigenen Versuchen geht auch hervor, dass bei *Triturus* und *Hynobius* die Ausdehnung der präsumptiven Somiten in der Seitenlippe etwas anders ist. Eines muss jedoch dabei bemerkt werden; Wir haben oben ausgeführt, dass auch bei *Pleurodeles* der dorsalen Lippe der Neurula wahrscheinlich die Somitennatur zukommt, trotzdem Vogt dies verneint (S. 185). Wenn diese Annahme wirklich zutrafe, dann wäre es eher wahrscheinlich, dass das Somitenmaterial nicht, wie Vogt meint, allein auf den ventrolateralen Abschnitt der Lippe beschränkt, sondern als die

Fortsetzung des dorsalen Somitenmaterials auch in der lateralen Lippe vorhanden ist.

Die bisherigen Angaben über die Herkunft der Seitenplatte lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Präsumptive Seitenplatte ist bei *Pleurodeles* (Vogt), *Hynobius nigrescens* u. *tokyoensis* (Suzuki) auf die ventrale Lippe beschränkt, während sie bei *Triturus* in der ventrolateralen sowie in der ventralen Lippe zu suchen ist. Bei *Amblystoma* soll nach Bijtel allein die ventrolaterale Lippe der Neurula die Seitenplatte, die ventrale dagegen nur das Proktodaeum und den Schwanzdarm hervorbringen. Diese letzten, anscheinend auf wenigen Versuchen beruhenden Angaben müssen aber wohl nochmals nachgeprüft zu werden (vgl. S. 208).

b) In der Neurula sowohl von *Triturus* wie auch von *Hynobius* bringt das Somitenmaterial an der lateralen Urmundlippe den ventralen Teil des Myotomes, während dasselbe an der dorsalen Lippe den dorsalen Teil des Myotomes hervor. In Einzelheiten besteht jedoch Unterschied zwischen den beiden Versuchsobjekten: Bei *Triturus* wird der dorsale Teil eines bestimmten präsumptiven Myotomes früher eingerollt als sein ventraler Teil, so dass die präsumptive Somitengrenze nicht parallel zum Urmund läuft. Bei *Hynobius* dagegen werden die dorsale und laterale Lippe vom Material für ein einziges Myotom gleichzeitig besetzt. Die präsumptive Somitengrenze läuft also hier ungefähr parallel zum Urmund. Bei *Hynobius tokyoensis* hat Suzuki (1938) auch ähnlichen Sachverhalt gefunden. Selten kamen aber auch dabei Fälle vor, in denen Anzeichen dafür vorlagen, dass der präsumptive, ventrale Teil eines Myotomes erst später als der präsumptive dorsale Teil desselben Myotomes invaginiert wurde. Dann hätte man ein mit dem *Triturus*-Fall vergleichbares Verhältnis.

c) Bijtel (1932) scheint der Ansicht zu sein, dass bei *Amblystoma* das an der lateralen Urmundlippe der Neurula vorhandene Material die hinteren Rumpfsomiten und das an der dorsalen Urmundlippe vorhandene die Schwanzsomiten bilden. Dabei darf man aber nicht ausser Acht lassen, dass Bijtel die laterale Lippe nur im frühen Neurulastadium und die dorsale Lippe nur im späten Neurulastadium markiert hat. Aus diesen Versuchen allein kann man aber keineswegs die Rolle der verschiedenen Abschnitte der Urmundlippe bestimmen; denn die Entscheidung, in welche Höhe der Somitenreihe ein bestimmtes Mesodermaterial zu liegen kommt, hängt nach unseren Versuchen, hauptsächlich vom Zeitepunkt der Einrollung dieses Materials, nicht aber von der Lage des Materials in der Urmundlippe ab. Wir konnten nämlich zeigen, dass das Material sowohl an der dorsalen wie auch an der lateralen Urmundlippe Rumpf- oder Schwanzsomiten liefert, und dass das früher eingerollte

Mesodermmaterial die mehr kranialen Somiten, während das später eingerollte die mehr kaudalen Somiten hervorbringt. Da die Ergebnisse von Bijtel mit diesen Feststellungen gut übereinstimmen, so ist es sehr wahrscheinlich, dass sich *Amblystoma*-Keime in diesen Hinsichten genau wie *Triturs*- und *Hynobius*-keimen verhalten.

III. Der Anlageplan: Verteilung der Organanlagen der hinteren Körperhälfte in der mittleren Neurula.

Auf Grund der Markierungsversuche wurde der Plan der Verteilung der präsumptiven Organe der hinteren Körperhälfte auf der Oberfläche der mittleren Neurula hergestellt. Dazu wurden zunächst die Lage und Begrenzung jedes wichtigen Anlagefeldes durch Einzelangaben bestimmt.

A. Bei *Triturus pyrrhogaster*

a) *Das Rumpfsomitenfeld.* Es ist gezeigt worden, dass das Material an der dorsalen und dorsolateralen Urmundlippe vom Stad. 4 die präsumptiven Somiten des hinteren Rumpfes darstellt. Im Folgenden soll nun versucht werden, auf Grund der Einzelangaben die dorsale und laterale Ausdehnung des Anlagefeldes der Hinterrumpfsomiten möglichst genau zu bestimmen.

TABELLE 6.

Die Lage der präsumptiven Myotome der Schwanzwurzel an der dorsalen Urmundlippe der mittleren Neurula.

d_1 : Entfernung des kranialen Randes (d.h. auf Endstadium bezogen—des kaudalen Randes) der Farbmarke von dem dorsalen Urmundrand. N : Die gesamte Länge der Neuralplatte.

Protokollnummer	d_1	Die Nummer des kaudalsten Myotomes der mit der Farbmarke gefärbten Zone
TT I A 50	N/11	18
TT I A 19	N/12	19
TT I A 16	N/13	17
TT I A 75	N/13	18
TT I A 84	N/14	17
TT I A 22	N/15	17
TT I A 45	N/15	16
TT I A 86	N/16	16

Dorsale Ausdehnung. In Tab. 6 sind alle hierfür in Frage kommende Versuche zusammengestellt, und die Strecke zwischen dem Blastoporusrand und dem vorderen Rand der Farbmarke neben der Nummer des kaudalsten Myotomes von durch die Marke gefärbtem Gebiet auf-

getragen. Es lässt sich daraus ersehen, dass das präsumptive Gebiet der Rumpfsomiten die kaudale Hälfte des ganzen präsumptiven Somitengebietes an der dorsalen Lippe ausmacht, welches, wie oben geschildert, vom Blastoporusrand dorsal etwa N/7–N/9 hinaufreicht.

Laterale Ausdehnung. Hierfür geben die folgenden Beispiele Auskunft:

TT I C 164 (Abb. 15). Eine Farbskala, bestehend aus drei abwechselnd blau-roten Marken, wurde, wie die Abbildung zeigt, an die laterale Urmundlippe im Stad. 4 angebracht. Die Entfernung der Farbgrenze zwischen der ersten blauen und der zweiten roten Marke vom Urmund betrug, gemessen entlang der inneren Grenze der Neurlafalte, etwa N/17 und diejenige der zweiten Farbgrenze etwa N/6. Im Stad. 7 war die erste Marke zum grossen Teil eingerollt, und die beiden folgenden

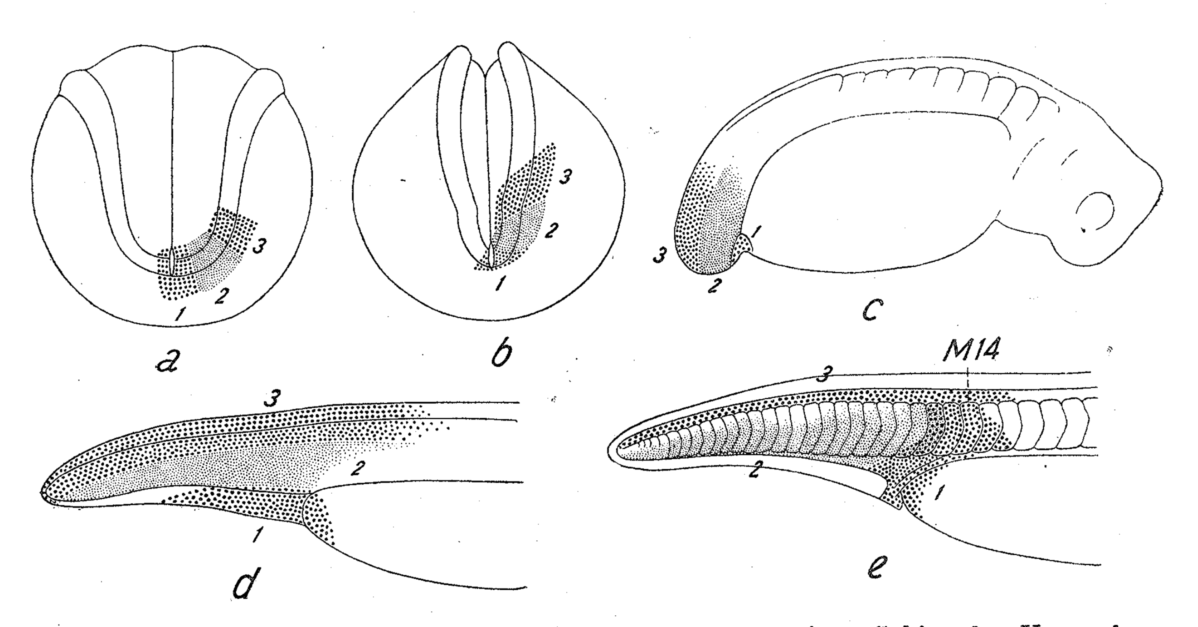


Abb. 15. *Triturus pyrrhogaster*, TT I C 164. Im weiten Gebiet des Urmundumfangs ausgeübte Farbmarkierung. a: Mittleres Neurulastadium, gleich nach der Anfärbung; b—d: drei weitere Entwicklungsstadien bis zur Ausbildung des Schwanzes; e: innere Verbreitung des angefärbten Materials im Stadium von d.

Marken in die Länge gestreckt (Abb. 15 b). Im Schwanzknospenstadium waren in der Epidermis ein grosser Teil der dritten und zweiten Marken und ein kleiner Rest der ersten Marke zu finden (Abb. 15c). Das Aufpräparieren des Exemplares (Abb. 15e) liess Folgendes feststellen: Der ventrale Teil des 12. u. 13. und das Ganze des 14. u. 15. Myotomes, die daran anschliessende Seitenplatte und die Kloake waren blau, 16. und ein ventraler Teil des 17 Myotomes waren rot und blau gemischt gefärbt. Von 18 bis zum kaudalsten Myotom, sowie die Schwanzseitenplatte war

rot gefärbt, das Neuralrohr aber blau. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass in diesem Fall, die Breite der Rumpfsomitenregion auf der lateralen Lippe etwa N/17 entspricht.

In drei weiteren, ähnlichen Versuchen wurde die entsprechende Breite gemessen. Sie betrugen je N/17, N/16 und N/14. Demnach scheint die Rumpfsomitenregion lateral weniger als dorsal ausgedehnt zu sein.

b) *Das Schwanzsomitenfeld.* Über die Lage und Umgrenzung dieses Anlagefeldes lässt sich aus unseren Ergebnissen Folgendes entnehmen. Es ist oben gezeigt worden, dass in der mittleren Neurula die präsumptiven Schwanzsomiten unmittelbar hinter dem kaudalen Ende der eigentlichen Neuralanlage zu suchen sind. Ferner ist gezeigt worden, dass sich die Grenze zwischen Schwanz- und Rumpfsomitenmaterial an der dorsalen Mittellinie etwa N/7–N/9 vom dorsalen Urmundrand entfernt befindet. Dieselbe Grenze kreuzt sich ferner, wie das letzte Beispiel zeigt, mit der Neuralfalte an einem Punkt, welcher etwa N/6 vom Urmund entfernt liegt.

Über die ventrolaterale Begrenzung dieses Anlagefeldes ist des folgende Beispiel heranzuziehen.

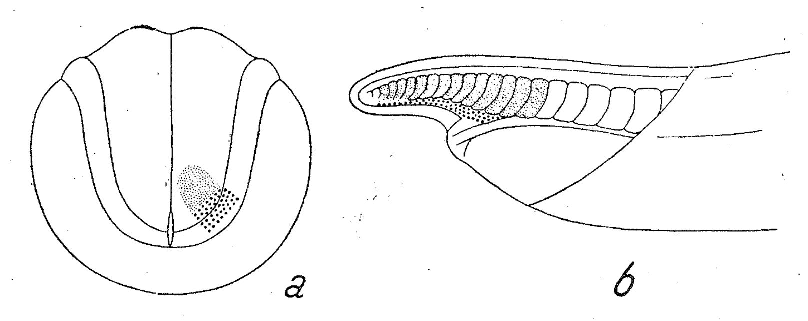


Abb. 16. *Triturus pyrrhogaster*, TT II C 81. Örtliche Farbmarkierung der hinteren Neuralplatte. a: Mittleres Neurulastadium gleich nach der Anfärbung; b: daraus entstandener Embryo mit einem noch etwas gekrümmten Schwanz.

TT II C 81 (Abb. 16). Zwei Farbmarken wurden im Stad. 4 in der Weise angebracht, dass die eine, blaue, die innere Hälfte der Neuralfalte und den anschliessenden Teil der Neuralplatte und die andere, rote, dorsal zur blauen angebrachte, den inneren lateralen Teil der Neuralplatte markierte (Abb. 16a). Im Endstadium (Abb. 16b) färbte die rote Marke fast sämtliche Schwanzsomiten, während die blaue in der Epidermis und Seitenplatte des Schwanzes wiedergefunden wurde. Daraus geht hervor, dass die Grenze zwischen den beiden Marken in Abb. 16a ungefähr die ventrolaterale Grenze des Schwanzsomitenfeldes darstellt.

c) *Das Anlagefeld des Schwanzneuralrohres.* Das Material des Schwanzneuralrohres liegt vor dem Schwanzsomitenfeld in der Neuralplatte. Die vordere Grenze des Schwanzneuralrohrfeldes gegen dem Rumpfneuralrohrfelde ist nach unseren Versuchen (vgl. besonders Abb. 3c u. c″) etwa N/5–N/4 vom dorsalen Rand des Blastoporus entfernt gelegen. Die laterale Ausdehnung lässt sich aus dem folgenden Versuche entnehmen.

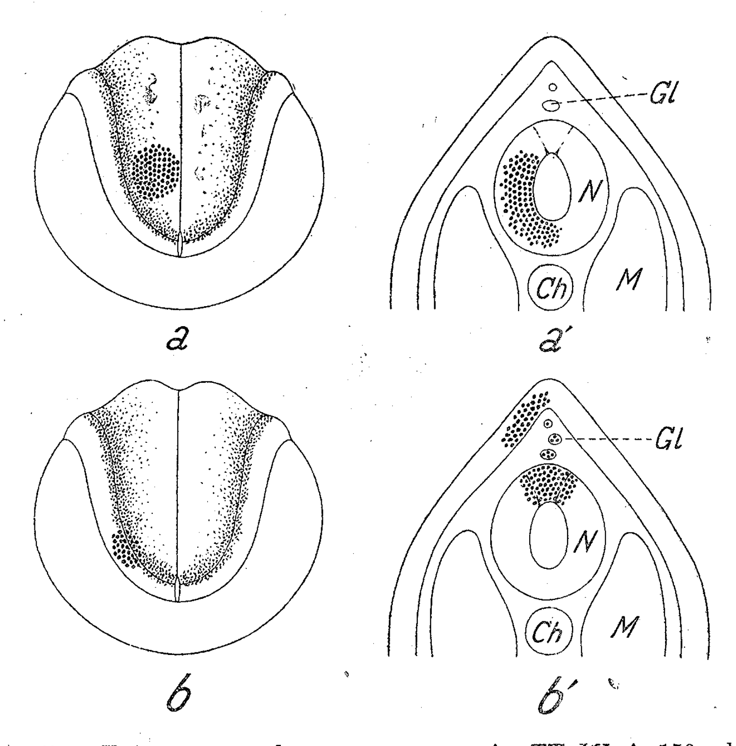


Abb. 17. *Triturus pyrrhogaster.* a u. a′: TT IV A 150; b u. b′: TT IV A 117. Farbmarkierung der hinteren Neuralplatte (a) und Neuralfalte (b) im mittleren Neurulastadium. a u. b: Gleich nach der Anfärbung; a′ u. b′: Querschnitte durch die Wurzel des ausgebildeten Schwanzes von daraus entstandenen Embryonen, wo die Verbreitung des angefärbten Materials zu sehen ist. Ch: Chorda; Gl: Ganglienleiste; M: Myotom; N: Neuralrohr.

TT IV A 150 (Abb. 17a u. a′). Im Stad. 4 wurde die Neuralplatte mit einer ziemlich grossen blauen Marke beschickt und zwar so, dass der in diesem Stadium entlang der inneren Begrenzung der Neuralfalte sichtbare Pigmentstreifen durch die laterale Kante der Farbmarke berührt wurde. Die Neuralfalte selbst war aber durch die Marke nicht erreicht. Als der Flossensaum erst erschienen war, wurde der Embryo unter Konservierung der Vitalfarbe fixiert und in Schnittserien zerlegt. Abb. 17a′ gibt einen Querschnitt aus dem proximalen Teil des Schwanzes.

Die Vitalfarbe ist im lateralen Gebiet des Neuralrohres wiederzufinden. Die Ganglienleiste ist dagegen frei von der Vitalfarbe.

TT IV A 117 (Abb. 17b u. b′). Dieser Fall unterscheidet sich von dem letzten nur dadurch, dass die Marke ursprünglich mehr lateral lag und deshalb die Neuralfalte und den genannten Pigmentstreifen bedeckte (Abb. 17b). Der Embryo wurde im gleichen Stadium gefärbt und fixiert, wie beim letzten Beispiel, und wurde weiter in Schnitten untersucht. Wie aus Abb. 17b′ ersichlich, ist die Farbmarke im dorsalen Teil des Neuralrohres, in der Ganglienleiste und in der Epidermis des gesamten Schwanzes zu verfolgen.

Der Vergleich der beiden Fälle führt uns zu der Ansicht, dass die innere Grenze des Pigmentstreifens in der Neuralplatte ungefähr mit der lateralen Grenze des Neuralrohrfeldes zusammenfällt. Obwohl der Pigmentstreifen nicht immer klar begrenzt ist, kann man wohl mit Recht annehmen, dass der laterale Rand des Schwanzneuralrohrfeldes nicht unmittelbar an die Neuralfalte angrenzt.

d) *Die Anlagefelder für die Seitenplatte, das Mesenchym im ventralen Flossensaum und die Kloake.* Hierfür seien zunächst einige Beispiele angeführt:

TT II C 135 (Abb. 18a, a′ u. a″). Im Stad. 4 wurde die ventrale Lippe mit einer sehr kleinen roten Marke angefärbt. Ventral daran anschliessend wurde noch eine ebenso kleine blaue Marke angebracht. Der Abstand des ventralen Randes der blauen Marke vom Urmundrand betrug N/6. Als der Schwanz entwickelt war, wies die lateral und ventral zum After liegende Epidermis blaue Vitalfarbe auf (Abb. 18a′). Das Aufpräparieren zeigte, dass die Nilblaumarke noch in der Kloake vorhanden war, während ein kleiner Bezirk der Seitenplatte dicht neben der Kloake die Neutralrotfärbung aufwies.

TT II C 43 (Abb. 18b, b′ u. b″). Färbung im Stad. 4. Eine rote Marke färbte die Urmundlippe, hauptsächlich ihre lateralen und ventralen Abschnitte. Eine zweite, blaue Marke wurde dann schief ventral zur ersten angebracht. Im Endstadium liess sich die erste Marke in 12.–18. Myotom und in der umgebenden Seitenplatte, die zweite in der Kloake und in der Epidermis des ventralen Flossensaumes wiederfinden.

Aus diesen Ergebnissen geht also hervor, dass die Grenze zwischen der roten und blauen Marke ungefähr die Grenze der Anlagefelder von Rumpfseitenplatten und Kloake wiedergibt.

Auch der in Abb. 16 gezeigte Versuch lässt sich zur vorliegenden Frage heranziehen. Es wurde dort nämlich gezeigt, dass das Anlagefeld der Schwanzseitenplatte dicht ventrolateral zum Schwanzsomitenfeld liegt. Da die blaue Marke, die bei der Färbung lateral nicht zum Aussenrand

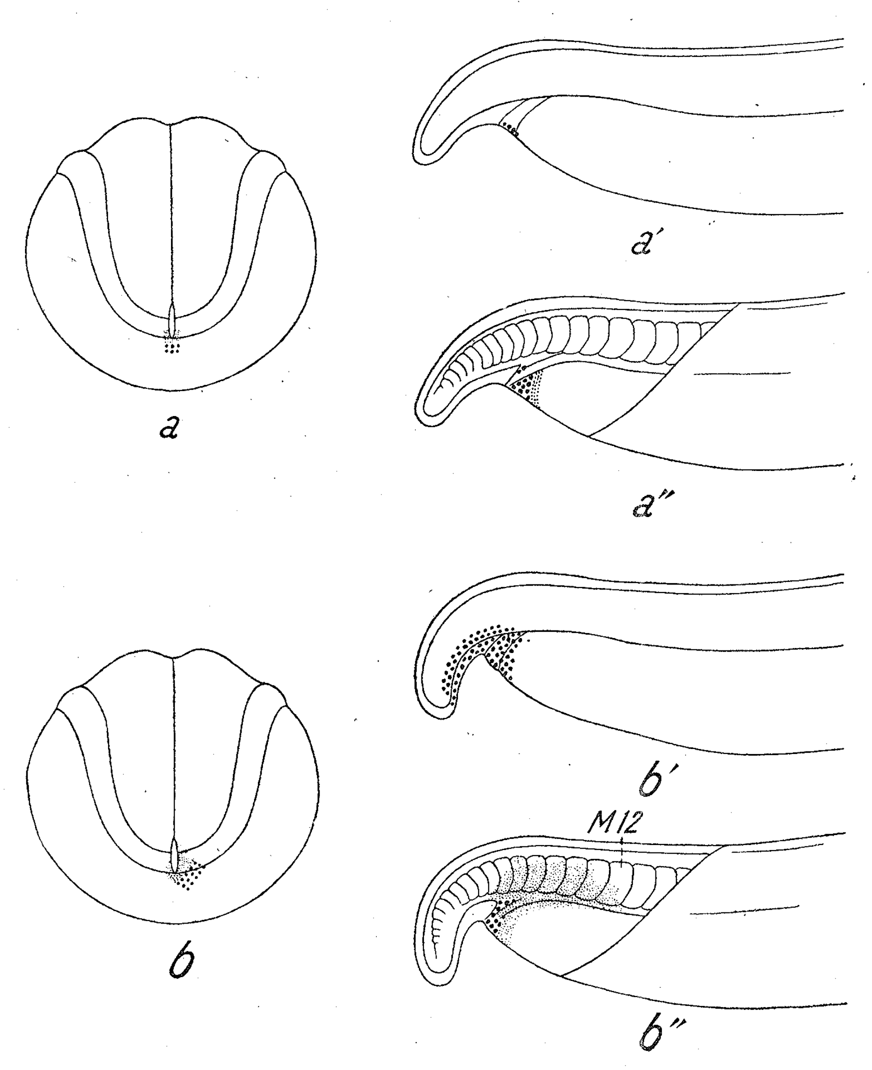


Abb. 18. *Triturus pyrrhogaster.* a—a'' : TT II C 135 ; b—b'' : TT II C 43. Kleine Farbmarkierung des hinteren (a) und posterolateralen (b) Urmundumfangs im Medullarplattenstadium. a', b', a'' u. b'' : Daraus entstandene Embryonen je mit einem gekrümmten Schwanz ; a' u. b' : äussere ; a'' u. b'' : innere Ansichten, hier ist die Haut abpräpariert.

der Neuralfalte reichte, später sowohl die Epidermis des Flossensaumes wie auch die Schwanzseitenplatte färbte, ist anzunehmen, dass das Anlagefeld der Schwanzseitenplatte, den inneren Rand der Neuralplatte entlang, einen schmalen Streifen bildet.

Es sei noch hinzugefügt, dass kurz nach der Ausbildung des ventralen Flossensaumes eine Menge der zerstreuten, sich in Mesenchym umwandelnden Zellen an der Stelle der Schwanzseitenplatte zu beobachten ist. Wird ein Embryo, dessen präsumptive Schwanzseitenplatte vorher farbmarkiert worden ist, in diesem Stadium aufpräpariert oder in

Schnitten untersucht, so ist die Vitalfarbe immer in den zerstreuten Zellen nachzuweisen. Die Schwanzseitenplatte stellt also die Quelle des Mesenchyms im ventralen Flossensaum dar.

e) *Das Anlagefeld der Schwanzganglienleiste.* Die Lage dieses Feldes lässt sich aus den in Abb. 17 wiedergegebenen Versuchen entnehmen. Es wurde dort gezeigt, dass der Pigmentstreifen am lateralen Rand der Neuralplatte ungefähr mit der präsumptiven Ganglienleiste des Schwanzes zusammenfällt. Dass das lateral ausserhalb dieses Streifens gelegene Material nicht an der Bildung der Ganglienleiste teilnimmt, geht aus dem folgenden Versuch hervor.

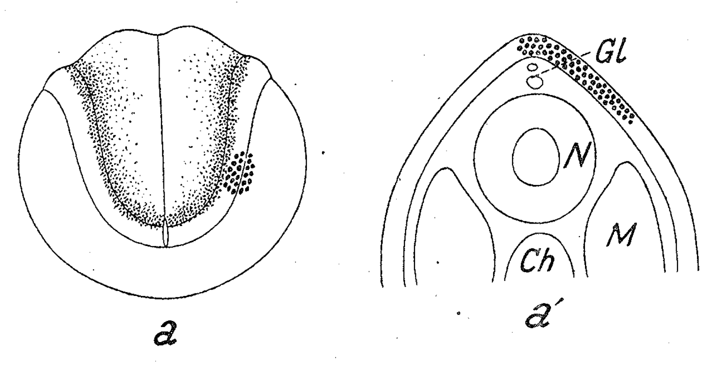


Abb. 19. *Triturus pyrrhogaster*, TT IV A 104. Farbmarkierung an der hinteren Neuralfalte im mittleren Neurulastadium. a: Gleich nach der Anfärbung; b: Querschnitt durch den hinteren Teil des daraus entstandenen Embryos mit einem ausgebildeten Schwanz, wo die Verbreitung des angefärbten Materials zu sehen ist. Abkürzung wie bei der Abb. 17.

TT IV A 104 (Abb. 19 a u. b). Eine blaue Marke wurde im Stad. 4 auf die Neuralfalte, dicht ausserhalb des Pigmentstreifens am lateralen Rand der Neuralplatte gesetzt. Der Embryo wurde gerade vor dem Erscheinen des Flossensaumes fixiert und unter konservierung der Vitalfarbe in Schnittserien zerlegt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass weder die Ganglienleiste noch das Neuralrohr die Vitalfarbe aufweist. Diese beschränkt sich auf die Epidermis der dorsalen Seite des Schwanzes.

f) *Das Anlagefeld der Schwanzepidermis.* Bei der Bestimmung der Lage und des Umfanges dieses Feldes kommt vor allem der in Abb. 15 wiedergegebene Versuch in Frage. Der Vergleich der Einzelbilder von Abb. 15 lässt ohne weiters erkennen, dass die Epidermis des dorsalen Flossensaumes des Schwanzes aus dem mit Marke 3 gefärbten Bezirk, die Epidermis der Schwanzseite und der hinteren Hälfte des ventralen Flossensaumes aus dem mit Marke 2 gefärbten Bezirk, und ferner die Epidermis der vorderen Hälfte des ventralen Flossensaumes aus dem mit

Marke 1 gefärbten Bezirke hervorgegangen sind. Anderseits liegt die blaue Marke in Abb. 18 a u. b. später in der Kloake und in der Epidermis des ventralen Flossensaumes. Somit ist das Epidermisfeld des ventralen Flossensaumes im Stad. 4 dicht ventral zum Kloakenfeld, das der Schwanszeite ventrolateral zu diesem Epidermisfeld, das des dorsalen Flossensaumes lateral zum Schwanzganglienleistenfeld zu suchen.

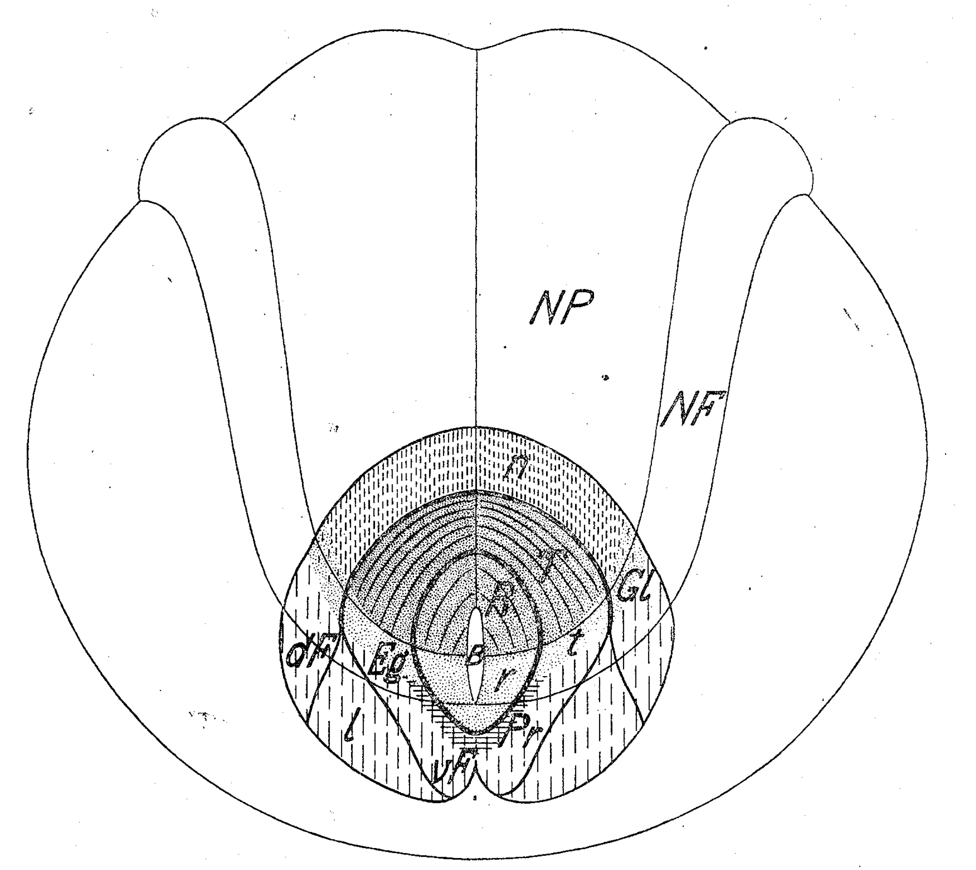


Abb. 20. Schema der topographischen Verhältnisse des um den Urmund liegenden Gebietes im Medullarplattenstadium von *Triturus pyrrhogaster*. Vom Urmund (B) aus nach Aussenseiten; R: Rumpfsomiten; r: Rumpfseitenplatte; Eg: Einstülpungsgrenze; T: Schwanzsomiten; t: Schwanzseitenplatte; Pr: ektodermales Proktodäum; n: Schwanzneuralrohr; Gl: Schwanzganglienleiste; NP: Medullarplatte; NF: Medullarfalte; dF: dorsales Flossenektoderm; vF: ventrales Flossenektoderm; l: Schwanzlateralektoderm.

Auf Grund der hier erwähnten Einzelbestimmungen wurde der in Abb. 20 gezeigte Anlageplan aufgestellt. Es handelt sich hier um ein Schema der Anordnung der Anlagefelder der Organe des Hinterkörpers auf der Oberfläche der mittleren Neurula von *Triturus pyrrhogaster*.

B. Bei *Hynobius nebulosus*

Abb. 5, 12 und 13 zeigen, dass auch bei *Hynobius nebulosus* die dorsale Urmundlippe der Neurula Somitenmaterial darstellt. Dieses

Material verbreitet sich jedoch hier ventral viel weiter als bei *Triturus* und greift tief in die ventrolaterale Urmundlippe hinein. Hierfür ein Beispiel:

HT I 421 (Abb. 21 a u. b). Die ventrolaterale Lippe wurde mit einer roten Marke gefärbt. Ventral zu dieser Marke wurde noch eine blaue

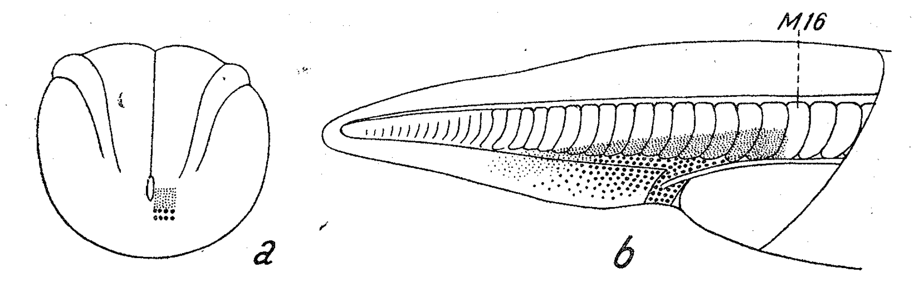


Abb. 21. *Hynobius nebulosus*, HT I 421. Farbmarkierung des ventrolateralen und mehr nach hinten zu liegenden Teils vom Urmund im Medullarplattenstadium. a : Gleich nach der Anfärbung ; b : Verbreitung des angefärbten Gebietes nach der Schwanzausbildung.

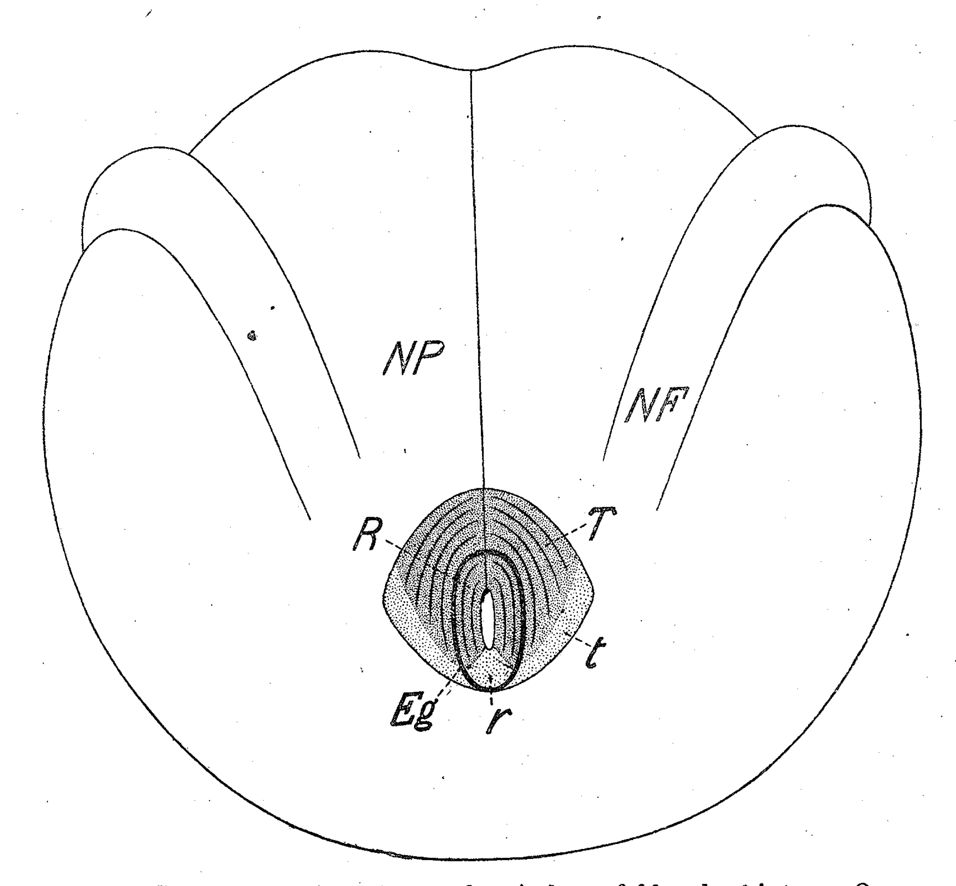


Abb. 22. Schema der Anordnung der Anlagenfelder der hinteren Organe von *Hynobius nebulosus* im Medullarplattenstadium. Abkürzung wie bei der Abb. 20.

angebracht. Die Grenze zwischen beiden Marken lag etwa 1/3–1/2 Urmundlänge mehr ventral als die Höhe des ventralen Endes des Urmundes. Die rot gefärbten Zellen wurden später im ventralen Gebiet des 16.–27. Myotomes und im Mesenchym des ventralen Flossensaumes der Schwanzmitte wiedergefunden. Die blaue Farbe wurde in der Kloake und im Mesenchym des ventralen Flossensaumes der Schwanzwurzel nachgewiesen. Aus diesen Befunden geht hervor, dass die Grenze zwischen der roten und der blauen Marke in Abb. 21 ungefähr die ventrale Grenzlinie des Somitenfeldes wiedergibt.

Unter Berücksichtigung dieser und der in Abb. 5, 12 und 13 gezeigten Versuche wurde ein Anlageplan für die Neurula von *Hynobius nebulosus* entworfen (Abb. 22).

C. *Bemerkungen zu den Anlageplänen*

Der Hauptunterschied zwischen beiden Plänen besteht darin, dass das Somitenfeld bei *Hynobius* ventral viel weiter ausgedehnt ist als bei *Triturus*. Wie oben betont (S. 197), ist aber das topographische Verhältnis bei *Hynobius* aus dem *Triturus*-Plan durch relative, zeitliche Verschiebung der Formbildungsvorgänge ableitbar.

Vergleich mit den Plänen der anderen Autoren. 1) Der von Bijtel (1932) entworfene Plan für *Amblystoma*-Neurula ist den hier gezeigten Plänen im Grunde ähnlich konstruiert. Die verschiedene Form und Ausdehnung des Somitenfeldes können auf Verschiedenheit des Versuchsobjektes zurückgeführt werden. In bezug auf die Bedeutung der ventralen Lippe besteht aber ein bedeutender Unterschied. Bijtel bezeichnete nämlich den Hauptteil der ventralen Lippe, also das in unseren Plänen von der präsumptiven Seitenplatte eingenommene Gebiet, als "Material des ektodermalen Proktodaeums und des Schwanzdarmes". Hierfür möchte ich aber auf die folgende, eigene Beobachtung hinweisen. Wenn man den entsprechenden Teil der ventralen Lippe bei *Triturus* und *Hynobius* färbt, bekommt man oft das Ergebnis, das auf den ersten Blick für die Ansicht von Bijtel zu sprechen scheint: Der Schwanzdarm erscheint nämlich gefärbt. Eine nähere Untersuchung zeigt aber, dass es sich hier einfach um die Färbung der Seitenplatte um den Schwanzdarm, nicht aber des Schwanzdarmes selbst handelt. Dieser lässt sich nur dann färben, wenn der Dotterpfropf der späten Gastrula mitgefärbt worden ist. Die prospektive Bedeutung der ventralen Lippe der *Amblystoma*-Neurula müsste also einmal nachgeprüft werden.

2) Suzuki (1938) veröffentlichte einen Anlageplan für die Neurula von *Hynobius tokyoensis*, der mit unserem Plan für *H. nebulosus* weit-

gehend übereinstimmt. Dass in seinem Plan das Somitenfeld ventral ein wenig weiter hinabreicht als in unserem Plan, beruht wohl darauf, dass sich sein Plan auf ein jungeres Stadium bezieht als der unsrige.

IV. Die Gestaltungsbewegung während der Neurulation

Bisher haben wir uns vor allem mit Bestimmung der prospektiven Bedeutung des einzelnen Bezirkes um den Urmund befasst. Im Folgenden soll nun auf die Gestaltungsbewegungen dieser Bezirke im Laufe der Neurulation unser Augenmerk gerichtet werden.

A. Bei *Triturus pyrrhogaster*

a) *Streckung.* Im Stad. 3 befindet sich die ventrale Lippe des Urmundes im Antipode zum kranialen Ende der Neuralplatte (Abb. 23a). Im Verlauf der Zeit verschiebt sich die ventrale Lippe ventral, so dass im Stad. 6 ihre ursprüngliche Lage, der Antipode zum kranialen Ende, durch

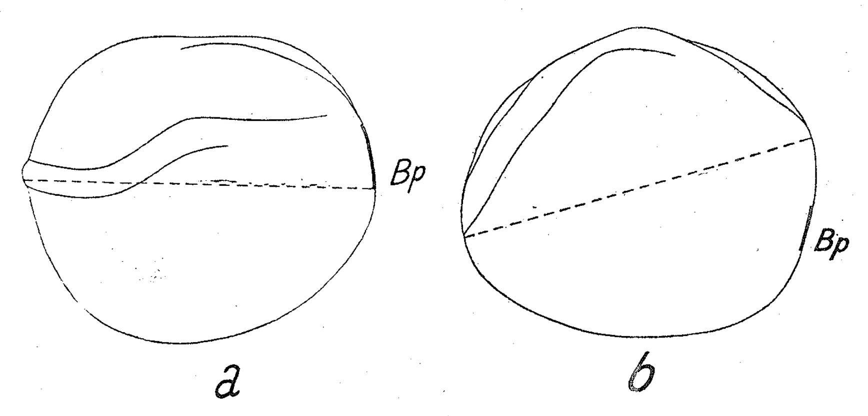


Abb. 23. *Triturus pyrrhogaster.* Vergleich der Urmundlage vom Stad. 3 mit derselben vom Stad. 6 im Neurulastadium.

das prospektive Schwanzende eingenommen wird, das N/8 vom dorsalen Rand des Blastoporus entfernt ist (Abb. 23b). Diese Verschiebung müsste auf die longitudinale Streckung des dorsalen Keimteiles zurückgeführt werden. Diese Streckung, die nach Vogt durchaus als ein aktiver Vorgang zu denken ist, wird an verschiedener Höhe entlang der dorsalen Mittellinie in verschiedenem Mass ausgeführt. Als Belege dafür führe ich den folgenden Versuch an:

TT II F 63 (Abb. 24a, b u. c). Wie in Abb. 24a wiedergegeben, wurde eine Farbskala von sechs abwechselnd blau-roten Marken von beinahe gleicher Grösse einem Keim im Stad. 3 entlang der schon sichtbaren Rückenrinne angelegt. Die Formveränderung der Marken wurde bis zum Stad. 7 genau verfolgt. Zwei vorderste Marken zeigten während

der Zeitspanne keine merkliche Veränderung in Form und Länge. Die dritte Marke wies leichte longitudinale Streckung auf. Die auffälligste Streckung erfuhren aber die vierte und die fünfte Marke (Abb. 24b). Die sechste Marke wurde zum Teil invaginiert. Trotzdem übertraf der

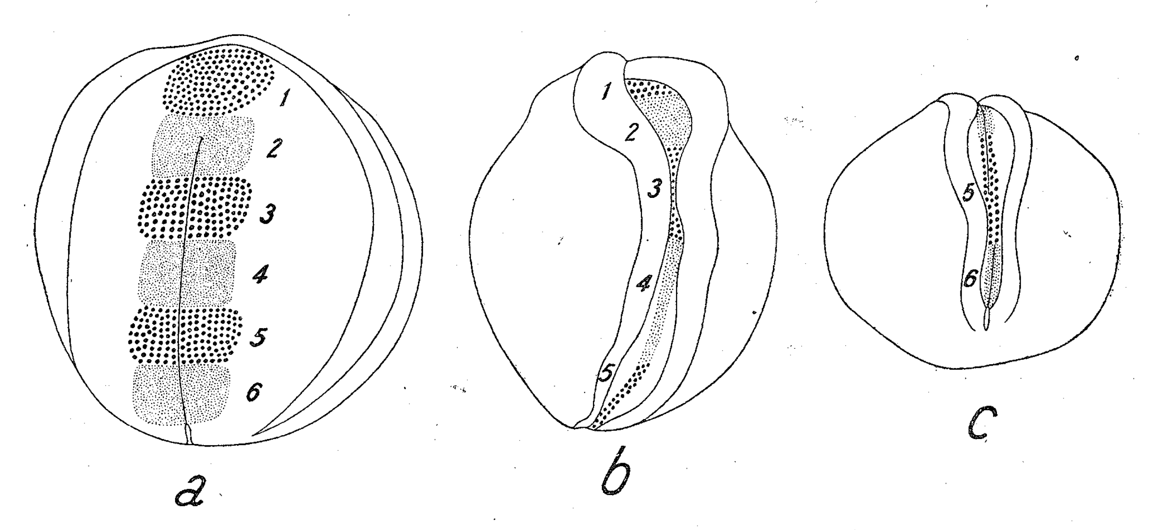


Abb. 24. *Triturus pyrrhogaster*. Farbmarkierung an der Mitte von Medullarplatte im frühen Neurulastadium (Stad. 3) und Verlagerung des angefärbten Teils durch die danach aufgetretene Stre kung dieser Platte. a: Gleich nach der Anfärbung; b: Markierungszustand im Stad. 7, ein wenig schräg von links gesehen; c: derselbe Keim mehr von hinten gesehen.

aussen gebliebene Teil in der Länge die ursprüngliche Marke (Abb. 24c). Zusammenfassend kann man also sagen, dass die Streckung der Neuralplatte zum grössten Teil auf die Streckung der hinteren Hälfte derselben zurückzuführen ist.

Wird dagegen eine ähnliche Markierung entlang der ventralen Mittellinie angebracht, so zeigt die einzelne Marke starke Verbreiterung jedoch keine longitudinale Streckung.

b) *Vorrücken des Urmundrandes.* Wie bekannt, verkleinert sich die Urmundlänge, d. h. die dorsoventrale Ausdehnung des Urmundes, allmählich während der Neurulation. Nach eigener Messung an einem Embryo von *Triturus pyrrhogaster* steht die Urmundlänge im Stad. 2, 4 und 8 im Verhältnis von 7:5:2 zueinander. Solche bedeutende Verkürzung des Blastoporus kann entweder durch Verwachsung der lateralen Lippe (Konkrescenz) oder durch aktives Vorrücken der dorsalen und ventralen Lippe (Epibolie) verursacht werden. Würde eine Verwachsung der lateralen Lippen wirklich geschehen, so wäre zu erwarten, dass die an die dorsale oder die ventrale Lippe in einem früheren Stadium angebrachte, nicht zu umfangreiche Marke später vom dorsalen bezw. ventralen Rand des Urmundes durch ungefärbtes Material ausgeschaltet

wird. Dies ist aber bei allen seit Vogt zahlreich ausgeführten Markierungsversuchen wie in den vorliegenden niemals vorgekommen. Wenn überhaupt vom markierten Bezirke ein noch nicht eingerollter Teil an der Keimoberfläche bleibt, ist er immer am Rand des Blastoporus nachzuweisen. Die Verkürzung der Urmundlänge scheint demnach durch das aktive Vorrücken des Blastoporusrandes verursacht. Bei dem senkrecht schlitzförmigen Urmund der Neurula ist aber ein Vorrücken des lateralen Randes nicht mehr möglich. Berücksichtigt man ferner den obenerwähnten Vorrang des dorsalen Urmundrandes in der Streckungstendenz gegenüber dem ventralen Rand, dann hat man wohl recht anzunehmen, dass die Verkürzung der Urmundlänge wenigstens in der Neurula hauptsächlich durch das Vorrücken des dorsalen Urmundrandes, also schliesslich durch die Streckung desselben, zustandegebracht wird.

c) *Konvergenz und Divergenz.* Dorsale Konvergenz und ventrale Divergenz bilden, wie von Vogt (1929) und Schechtmann (1932) hervorgehoben, wichtige Komponenten der Gestaltungsbewegung in der Neurulationsphase. Bei günstig angebrachter Markierung, wie z. B. den in Abb. 15 und 24 wiedergegebenen, lassen sich diese Bewegungen besonders schön demonstrieren.

d) *Invagination.* Unsere Versuche zeigen, dass die Einrollung auch während der Neurulation nicht nur an der lateralen und der ventralen Urmundlippe sondern auch an der dorsalen fortdauert. Dies sei besonders hervorgehoben, weil Vogt in dieser Beziehung anderer Meinung zu sein scheint. Er nimmt nämlich an, dass die Einrollung im Bereiche der dorsalen Lippe früher zum Stillstand kommt, als an den Seitenlippen (1929, S. 463). Dieser Schluss lässt sich allerdings von der Frage der prospektiven Bedeutung der dorsalen Lippe nicht trennen. Wenn man, wie Vogt, das Vorhandensein des hinteren Somitenmaterials in der dorsalen Urmundlippe verneint und dieses Material auf die Seitenlippen sich beschränken lässt, müsste man eine frühere Einstellung der Einrollung im Bereiche der dorsalen Lippe annehmen. Dies war allerdings nicht der Fall. Es fragt sich nun, wann die Invagination um Urmundlippen zum Stillstand kommt. Für diese Frage liefert das folgende Beispiel einen Anhaltspunkt:

TT III G 179 (Abb. 25). Die Markierung wurde in dem Entwicklungsstadium ausgeführt, wo das Zusammentreffen der Neuralfalten in ihrer fast ganzen Ausdehnung stattgefunden hat. Die einzige Marke färbte den gesamten Rand des Urmundes, indem die kaudalsten Teile der Neuralfalten mitgefärbt waren (Abb. 25a). Kurz nach der Markierung schlossen sich diese gefärbten Teile der Neuralfalten zum Rohr. Nach der Ausbildung des Schwanzes war die Farbmarke teils auf der Epidermis

des ventralen Flossensaumes (Abb. 25b), teils in 16.–20. Myotom zu sehen (Abb. 25c). Der Proktodaeum und die Seitenplatte wiesen ferner die Vitalfarbe auf. Im eigentlichen Neuralrohr und im 21. und nachfolgenden Myotom wurde jedoch keine Vitalfarbe festgestellt. Bemerkenswert ist dabei die Tatsache, dass das im zunächst gebildeten Neuralrohr gefundene vital gefärbte Material später nicht im eigentlichen Neuralrohr sondern im Schwanzmesoderm gefunden wurde. Diese

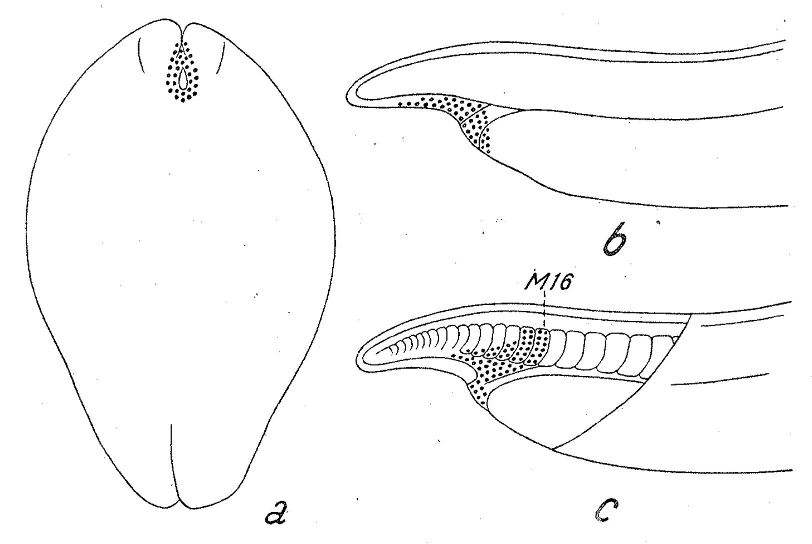


Abb. 25. *Triturus pyrrhogaster*, TT III G 179. Farbmarkierung der gesamten Urmundränder zur Zeit von fast vollkommenem Schluss der Neuralfalte. a: Gleich nach der Anfärbung; b u. c: Verbreitung des angefärbten Teils zur Zeit der danach aufgetretenen Schwanzbildung, äussere bzw. innere Ansichten.

Tatsache spricht dafür dass dieses Mesodermmaterial nicht um die Urmundlippe eingerollt wird, sondern zunächst zum Aufbau des vorübergehend bestehenden Teiles vom Neuralrohr (sogenanntes Neuralrohr) verwendet und dadurch unter die Epidermis gebracht wird, um sich erst später zu Myotom und sonst umzuwandeln. Das distal zum gefärbten Gebiet liegende Schwanzmesoderm muss durch das ursprünglich dorsal zum gefärbten Gebiet gelegene Material geliefert sein; denn die kranio-kaudale Achse des Schwanzgebietes erfährt während der Knospenbildung eine Umdrehung (vgl. S. 177). Dieses Schwanzmaterial gehört also auch sehr wahrscheinlich dem Mesodermgebiet an, das nicht um die Urmundlippe eingerollt wird. Andererseits haben wir gesehen, dass im Stad. 8 präsumptives 14. und 15. Myotom noch an der Keimoberfläche liegen.

Da aber im Färbungsstadium des vorliegenden Versuches am Urmundrand nur Material für 16. und nachfolgendes Myotom nachweisbar

ist, muss angenommen werden, dass das Material für 15. und mehr kraniales Myotom bis zu diesem Stadium schon invaginiert worden ist, und zwar um die Urmundlippe. Die Einstellung der Invagination um die Urmundlippe ist demnach nicht früher als im Färbungsstadium des vorliegenden Versuches zu suchen.

B. Bei *Hynobius nebulosus*

Bei *Hynobius*-Neurulen lassen sich ähnliche Gestaltungsbewegungen nachweisen. Ich führe hier nur ein Beispiel, das über die Einstellung der Einrollung Auskunft gibt, an.

HT II 14 (Abb. 26). Die Färbung wurde gerade vor der Vollendung des Zusammenschliessens der Neuralfalten ausgeführt. Die dorsale

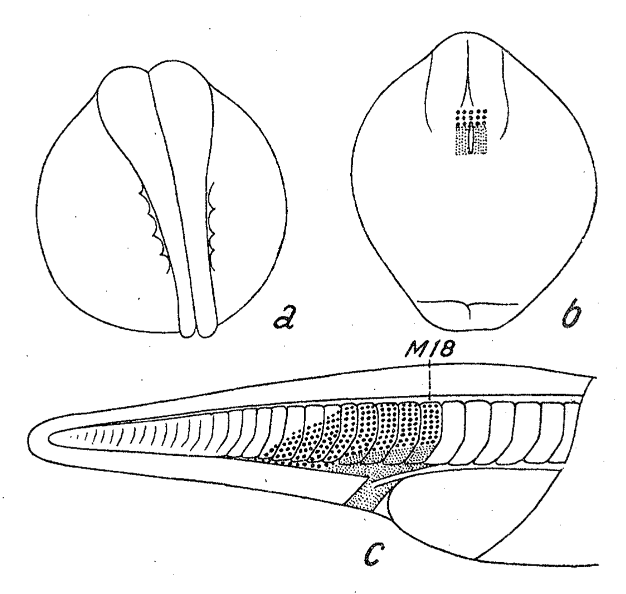


Abb. 26. *Hynobius nebulosus*, HT II 14. Farbmarkierung des Urmundrandes ungefähr in demselben Stadium wie bei dem Versuch von *Triturus*-Keim der Abb. 25. a u. b: dorsale und ventrale Ansichten des eben angefärbten Keimes; c: Verbreitung des angefärbten Teils nach der Schwanzausbildung.

Lippe war blau, die beiden lateralen Lippen waren rot markiert. Im Endstadium wiesen der Hauptteil von 18.–24. Myotom, der ventrale Teil von 25. und 26. Myotom und die Seitenplatte der Schwanzmitte die Nilblaufärbung auf. Der ventrale Teil von 18.–21. Myotom, die Seitenplatte der Schwanzwurzel und die Kloake waren mit Neutralrot gefärbt. Ferner liessen sich die beiden Farben in der Epidermis des ventralen Flossensaumes beobachten: die rote in der Schwanzwurzel, die blaue in der Schwanzmitte.

Diese Ergebnisse zusammen mit den in Abb. 5, 12, 13 und 21 wiedergegebenen Versuchen lassen erkennen, dass die Anlagen der mesodermalen Organe der hinteren Rumpfregion, die im mittleren Neurulastadium an den Urmundlippen vorhanden sind, im Laufe der Neurulation vollständig um die Lippen eingerollt werden, während die entsprechenden Anlagen der Schwanzregion noch am Ende der Neurulation an der Keimoberfläche bleiben.

C. Erörterung der Ergebnisse

a) Aus den vorliegenden Befunden geht also hervor, dass fünf Komponenten der Gestaltungsbewegungen, nämlich Streckung, dorsale Konvergenz, ventrale Divergenz, Invagination und Epibolie noch in der Neurulationsphase am Werke sind. Augenfällig ist die Streckung der dorsalen Urmundlippe, die einerseits als die starke Verlängerung der hinteren Hälfte der Neuralplatte die ventral gerichtete Verlagerung des dorsalen Urmundrandes bedingt, und andererseits als das Vorrücken des dorsalen Urmundrandes die Verkürzung der Blastoporuslänge verursacht. Da aber unsere diesbezüglichen Beobachtungen in weitgehender Übereinstimmung mit den bisherigen Untersuchungen stehen, brauchen wir uns nicht weiter mit dieser Komponente zu beschäftigen.

b) Die Einrollung um die Urmundlippe ist bis zum Ende der Neurulation nachweisbar. Zu dieser Zeit ist bei *Triturus* präsumptives 15. Myotom und bei *Hynobius* präsumptives 17. Myotom eingerollt worden. Da nun proximal zur Kloake, also an der Schwanzwurzel, bei *Triturus* 16. und 17. Myotom und bei *Hynobius* 18. und 19. Myotom liegen, so lässt sich bei beiden Arten sagen, dass am Ende der Neurulation alle präsumptiven Myotome des Rumpfes invaginiert worden sind, die präsumptiven Schwanzmyotome dagegen nicht invaginiert an der Keimoberfläche bleiben. Dasselbe bewahrheitet sich auch bei der präsumptiven Seitenplatte. Die präsumptive Schwanzseitenplatte ist noch am Ende der Neurulation ventral und ventrolateral zum Urmund als ein sichelförmiges Anlagefeld vorhanden. Unsere Beobachtungen deuten darauf hin, dass diese Anlagen der Schwanzorgane bei der Nahtbildung der Neuralfalten von der Epidermis überdeckt werden.

Vogt (1926, 1929) beobachtete die Invagination nach der Vollendung der Gastrulation an der lateralen und ventralen Urmundlippe und bezeichnete sie als Postinvagination. Bijtel (1932) kam in dieser Beziehung zu gleichem Schluss. Es sei aber betont, dass die Invagination auch in dieser Periode nicht allein auf die laterale und ventrale Lippe beschränkt, sondern auch an der dorsalen Lippe gleicherweise im Gange ist. Dass die Invagination an der dorsalen Urmundlippe an Stärke

keineswegs derjenigen an der lateralen und ventralen Lippe nachsteht, geht daraus hervor, dass die Ausdehnung der invaginierenden Zone, in unseren Anlageplänen, dorsal zum Urmund sogar grösser ist als lateral und ventral. Meiner Meinung nach kommt die dorsale Invagination auch in der Neurula von *Amblystoma* und *Triton* vor, wenigstens im gewissen Grade. Denn in einigen Versuchen von Vogt (1929, Abb. 15) und von Bijtel (1932, Abb. 7 u. 9) scheint, nach der Abbildung zu urteilen, Einrollung der Farbmarke um die dorsale Lippe tatsächlich vorzuliegen, obwohl sie von den Autoren nicht bemerkt wurde (vgl. noch S. 198).

Die Einrollung der Neurulationsphase ist also als die unmittelbare Fortsetzung der Einrollung der Randzone während der Gastrulation aufzufassen. Es besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen der sogenannten Postinvagination und der eigentlichen Invagination.

Auch bezüglich des Umfanges der Invagination steht mein Schluss keineswegs im Einklang mit den Meinungen anderer Autoren: Vogt (1926) ist der Ansicht, dass das ganze Mesodermmaterial einschliesslich desselben der Schwanzregion um die Urmundlippen invaginiert wird. Zu diesem Schluss führten den Autor die Beobachtungen, dass das Material der Somiten und der Seitenplatte sowohl des Hinterrumpfes wie auch des proximalen Teiles des Schwanzes in der lateralen und ventralen Lippe der Neurula nachweisbar ist, und dass die Invagination um diese Lippen noch während der Neurulation fortschreitet. Diese an sich wohl richtigen Beobachtungen allein reichen jedoch für die Begründung der obenerwähnten Ansicht nicht aus. Wie ich zu zeigen versuchte, ist die Einrollung um die Urmundlippen vielmehr allein auf das Rumpfmesoderm beschränkt, während das Schwanzmesoderm durch Nahtbildung ins Keiminnere gebracht wird. Suzuki (1938) unterstützte jedoch die Vogtsche Meinung, und versuchte, auf Grund des folgenden Versuches meine seinerzeits schon publizierte Meinung (1938a) zu widerzulegen. Er brachte eine Farbmarke an die Seitenlippe einer jungen Neurula von *Hynobius tokyoensis* und will gefunden haben, dass der grösste Teil der Marke im Laufe der Neurulation invaginiert wurde und den ventralen Teil der Somiten in der vorderen Hälfte des Schwanzes lieferte. Seine Abbildung (1938, Abb. 5) zeigt allerdings die in Frage stehende Marke im Endstadium nicht nur in Schwanz- sondern auch in Hinterrumpfsomiten. Es ist also die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen, dass auch hier die Rumpfsomiten aus dem invaginierten, die Schwanzsomiten jedoch aus dem nicht invaginierten Material gebildet wurden. Dann besteht zwischen Suzuki's und unseren Beobachtungen sachlicher Widerspruch nur darin, dass die Ausdehnung des nicht invaginierten Teiles der Farmarke in seiner Abbildung etwas geringer ist,

als aus unseren ähnlichen Versuchen zu erwarten war. Als ein solcher ist zum Beispiel der in Abb. 13 gezeigte Versuch an *Hynobius nebulosus* zu nennen. Die an die laterale Lippe der mittleren Neurula angebrachte Marke 1 war in der alten Neurula (b) vollständig ins Keim-innere gewandert, und die Seitenlippe war von der roten, ursprünglich mehr lateral vorhandenen Marke eingenommen. Diese Marke wurde bis zur Beendigung der Neurulation nicht invaginiert und bildete einen äusserst schmalen Streifen an der Seitenlippe. Lateral dazu befand sich noch die blaue Marke 3. Im Endstadium war Marke 1 im hintersten Rumpf, Marke 2 an der Schwanzwurzel und Marke 3 in der Schwanzmitte zu finden.

Vergleicht man diese beiden Versuche, so muss man annehmen, dass die Invagination der Urmundlippe bei beiden *Hynobius*-Arten sehr ähnlich verlauft, und dass das Schwanzmesodermmaterial auch bei *H. tokyoensis* aus dem nicht invaginierten Teil geliefert zu werden scheint. Es sei dabei betont, dass in unserem Versuch die Invaginationsgrenze ungefähr mit der Grenze der 1sten blauen und roten Farben zusammenfiel, so dass die spätere Abgrenzung der Linie in Ursegmenten möglich war, während dies im Versuch Suzuki's mit einer einzigen Marke nicht der Fall war.

Auch Bijtel ist, wie wir, der Meinung, dass das Schwanzmesoderm nicht um die Urmundlippe eingerollt wird, sondern noch nach Beendigung der Neurulation an der Keimoberfläche bleibt. Nach ihr befindet sich aber Schwanzmesoderm dorsal zum Urmund, und Hinterrumpfmesoderm lateral zum Urmund. Während der Neurulation soll die Einrollung nur ventral und lateral ausgeführt sein, so dass allein lateral vorhandenes Hinterrumpfmesoderm ins Keiminnere gebracht wird, während das Schwanzmesoderm nicht invaginiert bleibt. Hier besteht ein tiefgreifender Gegensatz zwischen Ansichten von Bijtel und uns. Wir haben oben zu zeigen versucht, dass sowohl Rumpf- wie auch Schwanzsomitenmaterial gleichzeitig an der dorsalen und lateralen Urmundlippe vorhanden sind, aber dass dabei das Rumpfmaterial näher zum Urmund als Schwanzmesoderm liegt. Durch die allseitig um Urmundrand vor sich gehende Einrollung wird nun Rumpfmesoderm allein ins Keiminnere gebracht. Das Schwanzmesoderm verbleibt aber noch nach Vollendung der Neurulation ausserhalb. Das Endstadium ist also ungefähr dasselbe wie bei Bijtel. Der Vorgang, der zu diesem Zustand führt, ist aber bei beiden Ansichten ganz anders vorgestellt.

V. FORMBILDUNGSVORGÄNGE IN DER SCHWANZKNOSPE

Wie werden nun diese Anlagen des Schwanzmesoderms, die noch am Ende der Neurulation aussen bleiben, zu ihren endgültigen Lagen

befördert? Diese Frage ist bis jetzt nur von Bijtel (1932) behandelt worden. Die vorliegenden Versuche ergaben Resultate, die mit der Ansicht von Bijtel im grossen und ganzen übereinstimmen. Ferner waren die an *Hynobius*-Keimen gewonnenen Ergebnisse von den an *Triturus*-Keimen gewonnenen praktisch nicht zu unterscheiden. Deswegen möchte ich die folgende Darstellung auf die Versuche an *Triturus*-Keimen und zwar auf die Befunde beschränken, die von Bijtel nicht eindeutig erfasst wurden.

TT III G 11 (Abb. 27a). Gerade vor der Beendigung des Neuralrohrschlusses wurde die Umgebung des Urmundes, wie in Abb. 25a wiedergegeben ist, angefärbt. Nach dem Schluss des Neuralrohres wurde

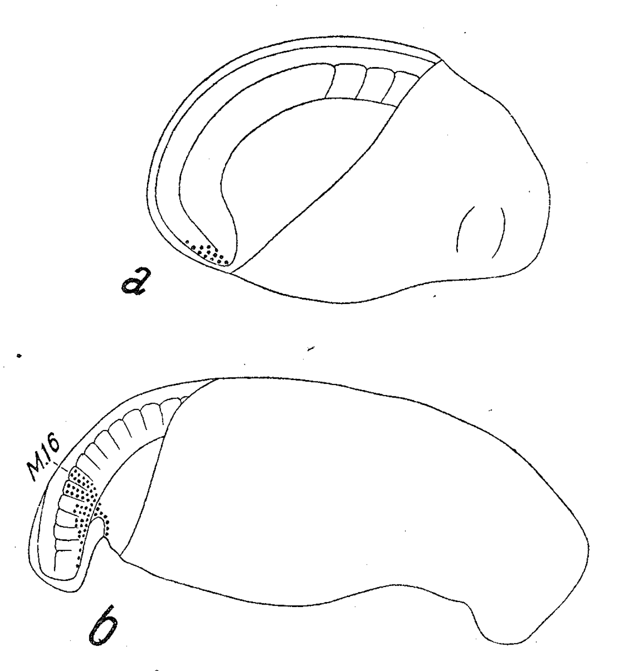


Abb. 27. *Triturus pyrrhogaster*. a: TT III G 11; b: TT III G 12. Farbmarkierung des Urmundrandes zur Zeit des Neuralplattenschlusses wie bei der Abb. 25 a und Verfolgung der Bereichs vom angefärbten Teil, welcher sich an der Formbildung beteiligt. a: Gleich nach dem vollkommenen Schluss des Neuralrohres; b: Zustand im späten Schwanzknospenstadium.

der Embryo aufpräpariert. Die Vitalfarbe wurde in dem hintersten Teil des Rohres, also in dem an den After direkt anschliessenden Teil desselben wiedergefunden.

TT III G 12 (Abb. 27b). Ein genau gleich wie im letzten Fall angefärbter Embryo wurde hier im späten Schwanzknospenstadium aufpräpariert. Wie Abb. 27b zeigt, war das gefärbte Material in den Myotomen der Schwanzwurzel (16.–ca. 20) zu beobachten.

Diese beiden Versuche im Verein mit dem in Abb. 25 gezeigten Fall zeugen dafür, dass das Somitenmaterial der Schwanzwurzel vor dem Neurulationsschluss nicht ins Keiminnere gelangt, sondern sich an der Bildung des hintersten Abschnittes des sogenanntem Neuralrohres beteiligt, und im Laufe der Schwanzknospenbildung kranial ins Innere des Embryos vorrückt, um zu seiner endgültigen Lage zu gelangen. Dabei wird die ursprüngliche kraniokaudale Achse des Materials, welche bis zur Nahtbildung der Neuralfalten bestehen bleibt, umgedreht; denn das ursprünglich hinterste Material rückt, an das hinterste Rumpfsomitenmaterial anschliessend, voran, und erreicht die vorderste Schwanzregion (Schwanzwurzel), während das ursprünglich vorderste Schwanzsomitenmaterial, das unmittelbar an das Schwanzneuralrohrmaterial angrenzt, immer an dem prospektiven Schwanzende hängen bleibt, und durch das ventrokaudal gerichtete Auswachsen desselben zum hintersten

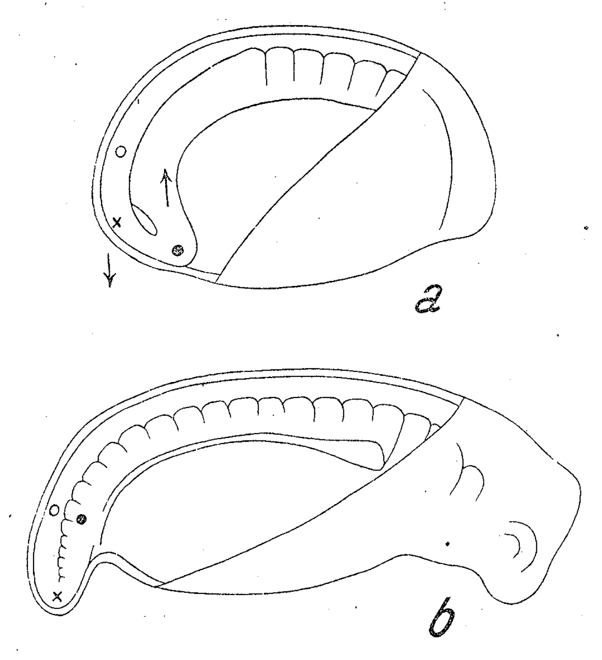


Abb. 28. Nach den zwei Stadien der Abb. 27 gezeichnete Illustration für die Verlagerung des spezifischen Schwanzendmaterials.

Punkt der Schwanzknospe gebracht wird. Ferner ist an der Abb. 28 der dabei auftretende Vorgang der Materialbewegung vom Hinterkörper durch die 3 Merkzeichen und die Richtung der Pfeile gezeigt. Diese letzte Erscheinung wurde von Bijtel (1932) eingehend beschrieben. Ich möchte aber vor allem betonen, dass diese Gestaltungsbewegung des Schwanzsomitenmaterials bei der Knospenbildung mit der Rumpfsomitenbildung während der Neurulation in der Umdrehung der kranio-kaudalen Achse

und in dem kranial gerichteten Vorrücken weitgehend vergleichbar ist. Auch sachlich bewahren die beiden Vorgänge engsten zusammenhang, indem das hinterste Rumpfsomitenmaterial, das als das hinterste um die dorsale Urmundlippe eingerollt wird, mit dem vorderen (ursprünglich hintersten) Schwanzsomitenmaterial, das durch Nahtbildung ins Keiminnere gelangt, von vornherein und das ganze Entwicklungsstadium hindurch in unmittelbarem Konnex verbleibt. Somit ist die Schwanzmesodermbildung im Grunde als die unmittelbare Fortsetzung der Rumpfmesodermbidlung aufzufassen. Der Abschluss der Neurulation markiert dann ebenso wenig wie der der Gastrulation eine scharfe Grenze in der Entwicklungsgeschichte.

VI. Der Anlageplan der frühen Gastrula

Oben sind die morphogenetischen Vorgänge in der hinteren Körperregion während der Neurulation und Schwanzknospenbildung dargestellt. Die dort erzielten Ergebnisse stehen, wie wir sie im einzelnen beschrieben haben, mit den bisherigen Anschauungen über die Formbildungsvorgänge in diesen späten Entwicklungsphasen keineswege in vollständiger Übereinstimmung. Es fragt sich weiter, ob unsere Ergebnisse mit der jetzt allgemein anerkannten Ansicht über die Gastrulation, d.h. mit derjenigen von Vogt in Einklang gebracht werden können. Um die Frage näher zu behandeln, scheint es der einfachste Weg zu sein, den bekannten Anlageplan von Vogt für frühe Gastrula von dem oben ergielten Standpunkte aus nachzuprüfen. Es scheint dann vor allem in den folgenden Punkten Widerspruch zu bestehen:

1) Vogt bezeichnete ein entlang der Einstülpungsgrenze lateral und ventral ausgedehntes Teilgebiet der Randzone und der diesem dorsal anschliessenden, zwischen Neural- und Chordaregion eingekeilten, schmalen Streifen als das Anlagefeld der Rumpfschwanzknospe (Abb. 1 Sch). Nach ihm bildet sich aus diesem dorsalen schmalen Bereich die kaudale Chorda, während aus dem ventralen und lateralen Feld die kaudalen Somiten entstehen. Diese Anordnung der präsumptiven Bezirke ist aber vereinbar nur mit der von Vogt vertretenen Ansicht, dass das Somitenmaterial des Hinterkörpers im Neurulastadium auf die Seitenlippen beschränkt sei, nicht aber mit der hier festgestellten Tatsache, dass dieses Material an der dorsalen Lippe vorhanden ist.

2) Ferner ist nach unseren Ergebnissen zu erwarten, dass das Mesodermmaterial des Schwanzes nicht innerhalb der Einstülpungszone, wie im Plan Vogts, sondern ausserhalb derselben liegt.

Es erscheint also notwendig, durch speziell angestellte Markierungs-

versuche, die genaue Lage der präsumptiven Schwanzorgane am Anfang der Gastrulation zu ermitteln.

A. Bei *Triturus pyrrhogaster*

a) *Das Vorhandensein von Somitenmaterial zwischen Neural- und Chordafeld.*

TT III A 24 (Abb. 29). Eine Farbskala aus 8 abwechselnd blau-roten Marken wurde an die dorsale Mittellinie einer jüngsten Gastrula ange-

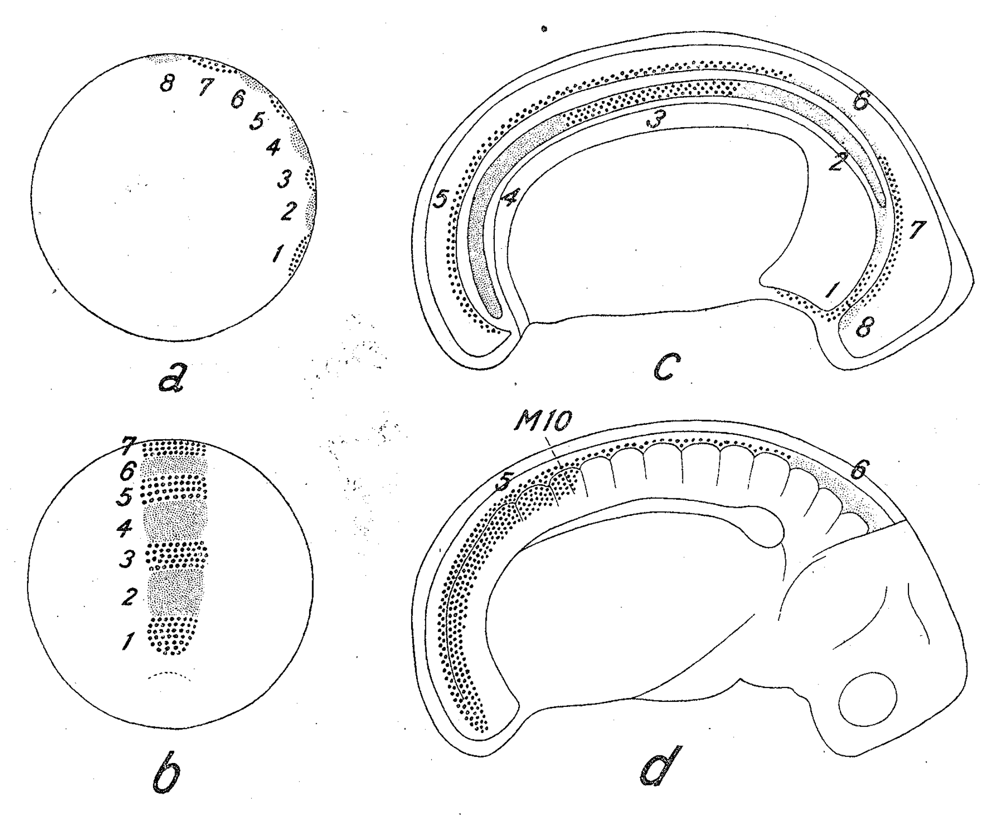


Abb. 29. *Triturus pyrrhogaster*, TT III A 24. Im frühesten Gastrulastadium ausgeübte Farbmarkierung der dorsalen Mittellinie in acht Abschnitten zwischen der dorsalen Urmundlippe und dem animalen Pol und Verfolgung des Entwicklungsschicksals jedes Abschnittes. a u. b: Laterale und dörsale Ansichten gleich nach der Anfärbung; c u. d: angefärbter Bereich auf dem Schwanzknospenstadium, c: Verbreitung in Chorda, Neuralrohr und Urdarmwand; d: Verbreitung in Myotomen, Schwanzmesoderm und Neuralrohr.

bracht. Im mittleren Neurulastadium war Marke 5 an der dorsalen Lippe, Marke 6–8 kranial davon in der Neuralplatte. Das im Schwanzknospenstadium aufpräparierte Exemplar (Abb. 29c) zeigt Marke 1 am Boden des Vorderdarmes und in der prächordalen Platte. Marke 2 liess sich im vorderen Chordaabschnitt und im hinteren Teil der prächordalen

Platte nachweisen. Der mittlere und hintere Abschnitt der Chorda war bedeckt mit Marke 3 bzw. 4. Bezeichnend ist die Tatsache, dass der ventrale Teil der Marke 5 im dorsalen Teil vom 10. und den folgenden Myotomen (Abb. 29 d) wiedergefunden wurde, während der dorsale Teil der genannten Marke zusammen mit Marken 6–8 am Boden des Neuralrohres zu sehen war.

Aus diesem Versuch ist also zu folgern, dass der dorsale Teil von präsumptivem 10. und folgendem Myotom an der dorsalen Mittellinie der frühen Gastrula zwischen Neural- und Chordaregion eingeschaltet liegt.

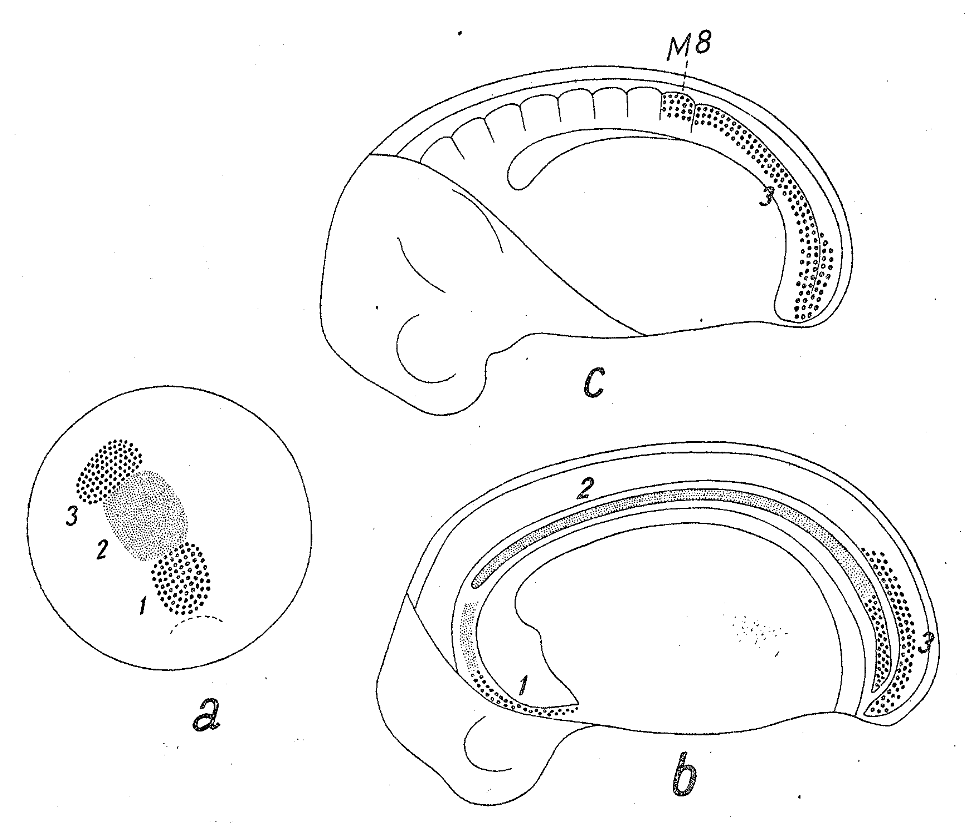


Abb. 30. *Triturus pyrrhogaster*, TT III A. In demselben Stadium wie beim Versuch der Abb. 29 ausgeübte Farbmarkierung des von Urmundlippe aus schräg nach links liegenden, dorsalen Feldes. a: Dorsale Ansicht gleich nach der Anfärbung; b u. c: angefärbter Bereich in dem Schwanzknospenstadium, b: Verbreitung in Chorda, Neuralrohr und Urdarmwand; c: Verbreitung in Myotomen, Schwanzmesoderm und Neuralrohr.

TT III A (Abb. 30). Eine Farbskala aus drei Marken wurde gerade vor dem Gastrulationsbeginn angelegt. Die erste Marke lag an der dorsalen Seite des erst sichtbar gewordenen Urmundes. Die anschliessenden Marken weichen aber von der Mittellinie nach der zukünftigen linken Seite ab. Nach dem Zusammentreffen der Neuralfalten wurde Marke 1 am Boden des Vorderdarmes, Marke 2 in der prächordalen Platte

sowie in der Chorda wieder gefunden. Marke 3 befand sich im kaudalen Chordaabschnitt, im dorsalen Teil des 8. und folgenden Myotomes und auch im kaudalen Neuralrohr (Abb. 30c).

Diesem Versuch ist zu entnehmen, dass auch der dorsale Teil des präsumptiven 8. und 9. Myotomes neben dem des weiter kaudalen präsumptiven Myotomes zwischen Neural- und Chordaregion, vielleicht aber etwas von der Mittellinie entfernt zu suchen ist.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass das Somitenmaterial, das später in der Neurula die dorsale Urmundlippe bildet, auch in der frühen Gastrula dorsomedial zwischen Neural- und Chordaregion lokalisiert ist.—Ein Resultat, das keineswegs mit dem Anlageplan von Vogt vereinbar ist.

b) *Lateral Ausdehnung des Chordafeldes.* Wie ausgeführt, zeigt das Chordafeld im Plan Vogts in seinem oberen (präsumptiven kaudalen) Gebiet beiderseits lang ausgezogene Seitenhörner. Diese charakteristische Form wurde dem Chordafeld wohl deswegen verliehen, weil angenommen wurde, dass sich dieses Feld an das lateral ausgedehnte Neuralfeld unmittelbar anschliesst, und dass das Somitenfeld, an welches das chordafeld lateral angrenzt, animalwärts immer weiter von der Mittelinie abweicht. Da jetzt aber diese beiden Annahmen durch die oben geschilderten Versuche in Frage gestellt worden sind, muss die laterale Ausdehnung der Chordaregion nachgeprüft werden. Zu diesem Zweck wurden Versuche ausgeführt, aus denen die folgenden als Beispiele erwähnt werden sollen.

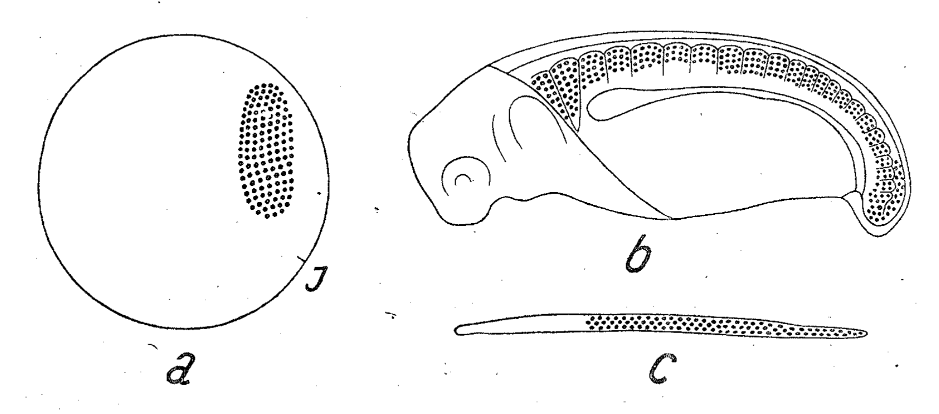


Abb. 31. *Triturus pyrrhogaster,* TT III A 39. Farbmarkierung des dorsolateralen Teils der späteren Blastula, um die laterale Ausdehnung des Chordafeldes klarzulegen. a: Seitenansicht gleich nach der Anfärbung; b: Verbreitung des angefärbten Teils in Myotomen und Schwanzmesoderm im späteren Schwanzknospenstadium; c: angefärbter Bereich in der herauspräparierten Chorda von demselben Embryo. J: Invaginationspunkt.

TT III A 39 (Abb. 31). Eine grosse blaue Marke wurde, wie Abb. 31a zeigt, dorsolateral an eine alte Blastula angebracht. In dem im

Schwanzknospenstadium aufpräparierten Embryo zeigt die Chorda in ihren kaudalen zwei Drittel die Vitalfarbe (Abb. 31c). Alle Myotome der linken Seite erwiesen sich als gefärbt (Abb. 31b). Dabei war zu bemerken, dass die ersten beiden Myotome vollständig, die 5 folgenden nur in ihrem dorsalen Teil, und die weiter kaudal anschliessenden jedoch wieder fast vollständig markiert waren. Das kaudale Ende des Neuralrohres zeigt ferner die Nilblaufärbung.

In einem anderem Fall (TT III A 38) wurde die Marke einwenig mehr lateral als im letzten Fall angebracht. Die Grösse der Marke und das Entwicklungsstadium des Keimes bei ber Anfärbung waren genau wie im letzten Beispiel. Als die Schwanzknospe ausgebildet war, liess sich überhaupt keine Vitalfarbe in der Chorda nachweisen. Die Somitenfärbung lag im ganzen mehr ventral, als es in Abb. 31b der Fall war.

Vergleicht man die beiden Versuche miteinander, so geht daraus hervor, dass die laterale Grenze des oberen (präsumptiv kaudalen) Abschnittes vom Chordafeld dicht lateral zum dorsalen Rand der Farbmarke in Abb. 31a, und die laterale Grenze des unteren (präsumptiv kranialen) Abschnittes vom Chordafeld dicht dorsal zum dorsalen Rand der Farbmarke in derselben Abbildung zu suchen ist.

c) *Laterale Ausdehnung des Somitenfeldes, das Seitenplatten- und Vornierenfeld.*

Es soll nun die Abgrenzung der Anlagefelder des gesamten Rumpf- und Schwanzmesoderms an der Oberfläche der früheren Gastrula verfolgt werden.

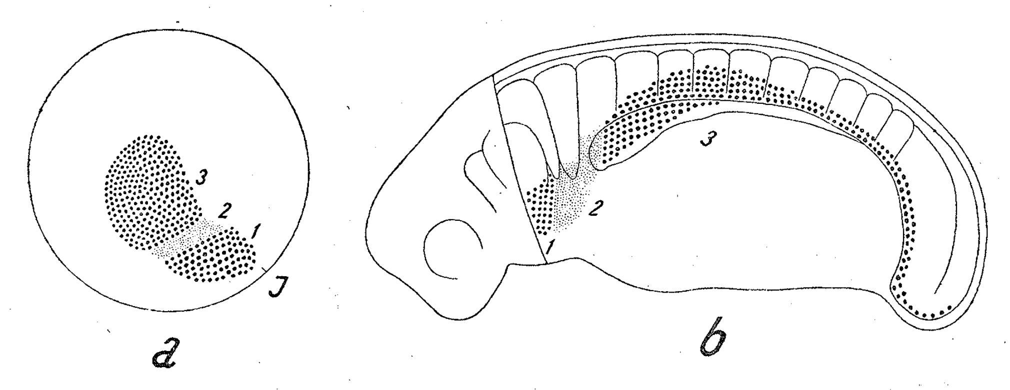


Abb. 32. *Triturus pyrrhogaster*, TT III A 56. Färbmarkierung des ventrolateralen Teils der Späteren Blastula, um die laterale Ausdehnung der Somiten- und Seitenplattenfelder klarzumachen. a: Seitenansicht gleich nach der Anfärbung; b: Bereich des angefärbten Teils auf dem Schwanzknospenstadium.

TT III A 56 (Abb. 32). Drei Farbmarken wurden dicht nebeneinander an die laterale Seite einer Blastula angebracht (Abb. 32a). Marke 1 und 2 wurden während der Gastrulation um die Urmundlippe

vollständig eingerollt. Marke 3 blieb dagegen noch beim Verschwinden des Dotterpfropfes zum Teil an der Oberfläche. Abb. 32b zeigt die Lage der Marken im Endstadium. Marke 1 färbte zum Teil die ventrale Kiemenregion und zum Teil die Vorderdarmwand. Nur der erst genannte Abschnitt ist im Bild sichtbar. Marke 2 liess sich im ventralen Teil der ersten drei Myotome, im kraniodorsalen Teil der Vorniere und in der Seitenplatte zwischen Kiemen- und Vornierenregion nachweisen. Dorsaler Teil der Vorniere und ventraler Teil von 4. und folgendem Myotom weisen Marke 3 auf.

TT III A 55 (Abb. 33). Ventrolateraler Teil einer alten Blastula wurde mit einer blauen und einer roten Marke beschickt (Abb. 33a).

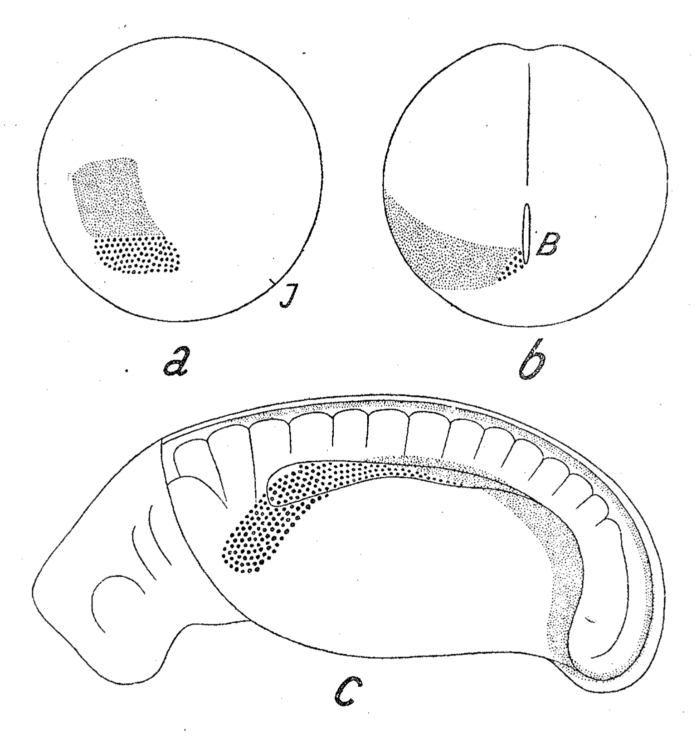


Abb. 33. *Triturus pyrrhogaster*, TT A 55. Zu demselben Zweck wie beim Versuch der Abb. 32 ausgeübte Farbmarkierung des gegenüber dem letzterwähnten Fall noch weiter ventralwärtz liegenden Teils der späteren Blastula. a: Seitenansicht gleich nach der Anfärbung; b: Zustand im letzten Gastrulastadium, wo der Dotterpfropf verschwunden ist; c: Bereich des angefärbten Teils in dem Schwanzknospenstadium. B: Urmund; J: Invaginationspunkt.

Der Hauptteil der blauen Marke wanderte während der Gastrulation ins Innere hinein, so dass beim Verschwinden des Dotterpfropfes nur ein kleiner Rest der Marke an der ventrolateralen Urmundlippe zu sehen war (Abb. 33b). Die rote Marke dagegen blieb vollständig an der Keimoberfläche dicht lateral zu dem Rest der ersten Marke. Im Stad. 4 der

Neurulation war die rote Marke an der Grenze zwischen Neuralplatte und Neuralfalte zu sehen. Als die Schwanzknospe erschien, befand sich die blaue Marke in der Seitenplatte des Vorderrumpfes einschliesslich der ventralen Vornierenregion (Abb. 33c). Der ventrale Rand der Myotome des Mittelrumpfes und der Vornierengang der gleichen Querschnittshöhe waren von Blau und Rot gemischt gefärbt. Die rote Marke wurde in der Seitenplatte des Hinterrumpfes, am Dach des Neuralrohres—wahrscheinlich als Ganglienleiste—und in der Epidermis entlang der dorsalen Naht nachgewiesen.

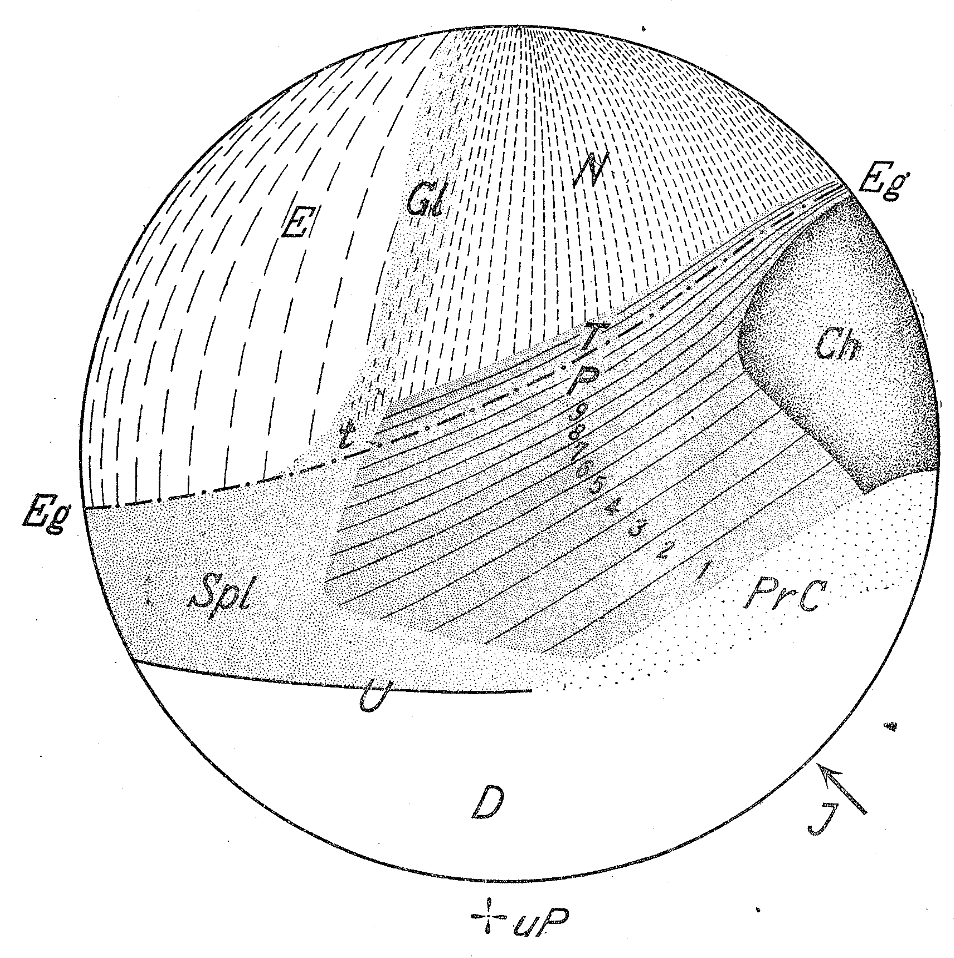


Abb. 34. Neues Schema der Topographie der präsumptiven Organanlagen von *Triturus pyrrhogaster* bei Gastrulationsbeginn. Oberhalb der Einstülpungsgrenze (Eg):—E: Hautektoderm weit gestrichelt; N: Medullaranlage dicht gestrichelt; Gl: Ganglienleiste (oben) punktiert; T: Schwanzsomiten (unten vorne) fein punktiert; t: Schwanzseitenplatte (unten) punktiert. In der Randzone:—Ch: Chorda dicht punktiert; Ziffern 1 bis 10: Rumpfsomiten; P: hintere Rumpfsomiten fein punktiert; Spl: Rumpfseitenplatte etwas heller punktiert; prC: Prächorda od. das erst nach innen einwandernde Material hell punktiert. Im unteren Teil:—D: Embryonaldarm; J: Invaginationspunkt; U: spätere Urmundrinne; up: unterer Pol dieses Stadiums.

Dieses Verhalten der Farbmarken führte mich zum Schluss, dass die ventrale Grenze des Somitenfeldes, das Seitenplattenfeld, das Ganglienleistenfeld in der Weise liegen, wie sie in Abb. 34 wiedergegeben sind. Die Form des gefärbten Bezirkes in den beiden letzten Versuchen sowie in Abb. 31b deutet darauf hin, dass die Anlagen für 5.–7. Myotom ventral weiter ausgedehnt sind als die anderen. Dies ist auch bei dem Entwurf des Anlageplanes mitberücksichtigt. Aus unseren Ergebnissen geht ferner hervor, dass sich die präsumptive Vorniere mehr ventral befindet, als sie im Anlageplan Vogts angegeben ist.

B. *Bei Hynobius nebulosus*

Für diese Art lässt sich eine entsprechende topographische Beziehung der Anlagefelder nachweisen. Es bestehen jedoch einige Unterschiede in bezug auf die Ausdehnung der einzelnen Bezirke, worauf allein im Folgenden eingegangen werden soll.

Die Urmundgrube erscheint bei *Hynobius* höher (ca. 25° unter Äquator) als bei *Triturus* (ca. 45° unter Äquator). Dementsprechend ist die Randzone bei jenem schmäler als bei diesem. Dieser Umstand zusammen mit der Schwerfärbbarkeit des *Hynobius*-Keimes führt dazu, dass eine an die Randzone der jungen Gastrula angebrachte Farbmarke später im Schwanzknospenstadium äusserst stark verlängert und verblasst ist. Die Ergebnisse sind also nicht immer hinreichend. Die Schwierigkeit lässt sich jedoch einigermassen dadurch beheben, dass man die Markierung an zwei nachfolgenden Stadien ausführt. Durch solches Verfahren konnte gezeigt werden, dass die Somiten auch bei *Hynobius* aus der Region entstehen, die dem Somitenfeld der *Triturus*-Gastrula entspricht. Ferner konnte festgestellt werden, dass der Keimteil, der in der frühen Gastrula ca. 20° über dem Äquator an der dorsalen Mittellinie gelegen ist, in der frühen Neurula an die dorsale Urmundlippe zu liegen kommt. Da nun dieses Material zum Myotom des Hinterkörpers wird, muss angenommen werden, dass die präsumptiven kaudalen Myotome in der Blastula, wie bei *Triturus*, an der dorsalen Mittellinie zwischen Neural- und Chordaregion eingeschaltet vorhanden sind.

C. Erörterung der Ergebnisse

Die wichtigste Feststellung dieses Kapitels ist die des Vorhandenseins von Somitenmaterial an der dorsalen Mittellinie der frühen Gastrula. Diese auf den ersten Blick überraschende Tatsache ist aber bei näherer Überlegung von vornherein zu erwarten, insofern man der dorsalen Urmundlippe der Neurula die prospektive Bedeutung des hinteren

Myotomes zuschreibt. Es ist doch ohne weiteres klar, dass die dorsale Urmundlippe der Neurula aus dem Material gebildet wird, welches ursprünglich dorsal dicht oberhalb der Chordaregion gelegen ist. Somit ist zu erwarten, dass die präsumptiven, hinteren Myotome aus dem Zwischenfeld des Neural- und Chordafeldes der frühen Gastrula hervorgehen.

Vogt bemerkte, als er die Ergebnisse von Bijtel und Woerdemann (1928) diskutierte, folgendes: "Wenn.... die Herkunft der Schwanzsegmente aus dem gefärbten Bereich bewiesen würde, nämlich aus einem vor dem Urmund liegenden Stück der Neuralplatte, so wäre damit eine wesentliche Abänderung des Anlageplanes erforderlich. Es müsste dann in dem in Abb. 1b dorsal über der Einstülpungsgrenze gelegenen, hinteren Streifen des Medullarfeldes das Ursegmentmaterial für den Schwanz eingetragen werden". (Vogt 1929, S. 421). Dies glaubte Vogt allerdings nicht, weil nach seiner Ansicht das Schwanzsomitenmaterial im Neurulastadium nicht in der dorsalen sondern in der lateralen Lippe vorhanden ist.

Nunmehr aber hat sich diese für Vogt unwahrscheinlich gewesene Möglichkeit doch als wirklich erwiesen. Diese auffallende Tatsache, dass dorsomediales Vorhandensein des Somitenmaterials in der frühen Gastrula von früheren Forschern nicht bemerkt wurde, kommt wohl daher, dass die Farbmarke an dieser Region während der Gastrulation und Neurulation sehr stark verlängert und undeutlich wird, so dass sie am Endstadium ohne besonders darauf gerichtete Untersuchung leicht übersehen werden kann.

Nun sollen nach Bijtel (1932) die Schwanzsomiten aus dem dorsalen Teil des von Vogt als Anlagefeld für Rumpfschwanzknospe angegebenen Bezirkes stammen, während die Hinterrumpfsomiten aus dem ventralen Teil desselben hervorgehen. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen aber, dass das zwischen der Neural- und Chordaregion gelegene Anlagefeld das Material nicht nur für Schwanzmyotome, sondern auch für den dorsalen Teil des 10. und folgenden Myotomes liefert. Dies steht in Übereinstimmung mit der oben geschilderten Tatsache, das Material für den dorsalen Teil dieser Myotome nach der vollständigen Einrollung der Chordaanlage an der dorsalen Urmundlippe zu liegen kommt (vgl. S. 191). Die von Bijtel für Material der Hinterrumpfsomiten angewiesene Zone hat sich also als Quelle des ventralen Teiles dieser Somiten herausgestellt. Dieses Anlagefeld schliesst oben an das Feld für den ventralen Teil der Schwanzsomiten und unten an dasselbe für ventralen Teil der mehr vorderen Somiten an (Abb. 34). Diese Anordnung des Somitenmaterials in der frühen Gastrula einerseits und die Anordnung desselben in der Neurula

andererseits, wie sich nach unseren Versuchen schliessen liess, stehen miteinander in vollständigem Einklang. So sind wir zum ersten Male imstande, die Herkunft und Gestaltungsbewegung des Materials der hinteren Somiten widerspruchslos wiederzugeben (Tafel).

b) Der von Vogt angenommene, direkte Anschluss der Chordaregion an die Neuralregion ist in der frühen Gastrula wie in der Neurula eindeutig zu verneinen. Somit ist den Seitenhörnern der Chordaregion im Anlageplan Vogts Existenzgrund genommen. Tatsächlich wurde das Nichtvorhandensein dieser Seitenhörner durch Markierungsversuche bewiesen.

c) Vogt wies darauf hin, dass bei *Triton* und *Pleurodeles* das Material der Ganglienleiste aus dem lateralen Bezirke des Neuralfeldes hervorgeht. Dies lässt sich auch bei *Triturus* und *Hynobius* beweisen (vgl. S. 203, 225).

ALLGEMEINE BETRACHTUNG

Vogt und Bijtel konnten an der Oberfläche der Neurula von Amphibien Anlagefelder für verschiedene Organe des Hinterkörpers nachweisen, die während der nachfolgenden Entwicklungsphasen in die endgültige Lage gebracht werden. Die in der vorliegenden Arbeit festgestellten Tatsachen stimmen in dieser Hinsicht mit den Ergebnissen von Vogt und Bijtel gut überein, obwohl sie in Einzelheiten von der Ansicht von Vogt einerseits und von der von Bijtel andererseits vielfach abweichen.

Die präsumptiven Organanlagen des Hinterkörpers lassen sich durch Farbmarkierung schon vor der Gastrulation an der Keimoberfläche nachweisen und mehr oder weniger scharf voneinander abgrenzen. Im Laufe der Gastrulation, Neurulation und Schwanzknospenbildung werden diese Anlagen in ihre endgültige Lage durch die für jede Anlage charakteristische Gestaltungsbewegung befördert. Die hintere Körperhälfte wird also, genau wie die vordere, weder durch Neubildung aus Wachstumszentrum noch durch appositionelle Knospung, sondern durch Ausmodellierung des schon vorhandenen Materials gebildet.

Das zweite wichtige Moment, zu dem auch schon Vogt durch seine Versuche gelangte, war die Einheitlichkeit, mit der die vorderen und hinteren Körperteile gebildet werden. Als er auf Grund seiner Versuche die Entwicklung des Schwanzes darstellte, erschien diese Einheitlichkeit ohne jeden Zweifel. Nach seiner Ansicht wird das Somitenmaterial bei der Bildung des hinteren Mesoderms um die laterale Urmundlippe eingerollt, genau wie bei der Bildung des vorderen Mesoderms. Die ventrale Lippe der Neurula soll ebenso wie die der Gastrula die Quelle der Seiten-

platte darstellen. Es stand also nichts im Wege, die Bildung der hinteren Körperhälfte als unmittelbare Forstsetzung derjenigen der vorderen aufzufassen. Diese Einheitlichkeit der Bildungsweise erschien jedoch, wenigstens auf den ersten Blick, in Frage gestellt, als Bijtel behauptete, dass das Schwanzsomitenmaterial die hintere Region der Neuralplatte einnimmt, und nicht um die Urmundlippe eingerollt wird. Um die laterale Urmundlippe soll nach ihr nur das Rumpfsomitenmaterial eingerollt werden. Die vorliegende Untersuchung zeigt jedoch, dass das Schwanzsomitenmaterial sowohl an der dorsalen wie auch an der lateralen Lippe der Neurula nachweisbar ist, und dass auch das hintere Rumpfsomitenmaterial an den beiden Lippen verbreitet ist. Jedenfalls ist die Somitennatur der hinteren Region der Neuralplatte erkannt worden. Ferner ist in Übereinstimmung mit Bijtel festgestellt worden, dass das Schwanzsomitenmaterial nicht um die Urmundlippe eingerollt wird. Bei der Bildung des hinteren Mesoderms bestehen also Verhältnisse, die uns bei der Bildung des vorderen Mesoderms nicht bekannt sind. Es lässt sich trotzdem zeigen, dass hier bei der Bildung der vorderen und hinteren Körperhälften keine scharf voneinander abgrenzbaren Sonderprozesse, sondern zwei Modifikationen eines einzigen Grundvorganges vorliegen. Im Folgenden wollen wir unsere Ergebnisse, von diesem Gesichtspunkte aus etwas näher betrachten:

Somiten. Auf der Oberfläche der jungen Gastrula sind alle präsumptiven Somiten parallel nebeneinander orientiert. Diejenigen präsumptiven Somiten, welche in der Nähe der Urmundgrube gelegen sind, entwickeln sich zu den vorderen Somiten, während sich die von der Urmundgrube entfernt liegenden zu den hinteren Somiten entwickeln, einerlei ob sie um die Urmundlippe eingerollt werden oder nicht. Dabei ist zu bemerken, dass die kraniokaudale Ausdehnung in den mehr vorderen präsumptiven Somiten grösser als die in den mehr hinteren, und die dorsoventrale Ausdehnung in den mehr hinteren präsumptiven Somiten grösser als die in den mehr vorderen. Dies ist verständlich, wenn man den Umstand berücksichtigt, dass das hintere Somitenmaterial viel stärkere Streckung und dorsale Konvergenz erfährt als das vordere (Vgl. S. 210, auch Goerttler 1925 und Vogt 1929. Die von beiden Autoren erkannte starke Konvergenz und Streckung des „hinteren Neuralanlageteiles" sind ohne weiteres auf Somitenmaterial des Hinterkörpers zu übertragen.) Diese Differenz ist aber, wie nachdrücklich zu betonen, nur quantitativ.. Wie schon von Vogt hingewiesen, führt das vordere Somitenmaterial auch Streckung und dorsale Konvergenz in beträchtlichem Masse durch. Die Stärke der Gestaltungsbewegungen nimmt also in der kraniokaudalen Richtung allmählich zu. Nirgends ist eine Stelle vorhanden, wo sich die kranialen und kaudalen Regionen scharf voneinander abgrenzen.

Ferner ist gezeigt worden, dass die Invagination noch nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes um die ganze Urmundlippe fortschreitet. Die Invagination ist also in diesem Entwicklungsstadium nicht auf die laterale und ventrale Lippe beschränkt. Das Hinterrumpfsomitenmaterial, das bis zum Ende der Gastrulation an die Urmundlippe gebracht wird, wird während der Neurulation eins nach dem anderen um die dorsale und laterale Lippe eingerollt, indem ihre Stelle an den Lippen allmählich durch Schwanzsomitenmaterial eingenommen wird, was nach der obenerwähnten parallelen und kraniokaudalen Anordnung des Somitenmaterials von vornherein zu erwarten ist. Das Anbringen des Schwanzsomitenmaterials an die Urmundlippen erfolgt also in der gleichen Weise, wie das des Rumpfsomitenmaterials. Das weitere Schicksal des Schwanzsomitenmaterials unterscheidet sich jedoch anscheinend grundsätzlich von dem des Rumpfsomitenmaterials. Schwanzsomitenmaterial wird nicht um die Urmundlippe eingerollt, sondern als der hinterste Teil der Neuralfalte bei der Nahtbildung derselben durch die lateral liegende Epidermis überzogen, und bei der Bildung der Schwanzknospe in die endgültige Lage befördert. Oben haben wir Gelegenheit gehabt, die sich hier abspielenden Gestaltungsbewegungen näher zu analysieren. Dabei hat sich herausgestellt, dass hier trotz des Fehlens der Einrollung um die Urmundlippe ein mit der Verschiebung des Randzonenmaterial der Gastrula und Neurula weitgehend vergleichbarer Vorgang vorliegt.

In diesem Vergleich steht die Umdrehung der kraniokaudalen Achse des Schwanzsomitenmaterials während der Schwanzknospenbildung im Mittelpunkt (vgl. S. 218). Die Umdrehung erfolgt wahrscheinlich so, dass zuerst das spätere Schwanzwurzelmaterial, welches unmittelbar an das zuletzt invaginierte Rumpfmesodermmaterial anschliesst, getroffen wird, dann das Material für Schwanzmitte und zuletzt das für die Schwanzspitze (Abb. 28). Also ist sie in kraniokaudale Reihenfolge wie bei der Einrollung des Rumpfmesoderms. Hier möchte ich noch auf ein weiteres Moment hinweisen, das für die Vergleichbarkeit der Schwanzmesodermbildung mit der Rumpfmesodermbildung spricht. Der Urmundrand ist nach dem hier ein genommenen Standpunkt als der Punkt vorzustellen, wo die Umdrehung der kraniokaudalen Achse stattfindet. Verfolgt man den dorsalen Urmundrand vom Anfang der Gastrulation bis zum Ende der Neurulation, so bemerkt man, dass sich dieser Umdrehungspunkt relativ im Keimganzen gegen den ursprünglichen, unteren Pol des Keimes verschiebt, ein Vorgang, der als Epibolie bezeichnet werden Könnte. Wir haben oben schon gesehen, wie dieser Vorgang nach dem Urmundschluss die Verkürzung der Urmundlänge bedingt. Es sei hier aber betont, dass dieser Verschiebungsvorgang noch nach dem

Neurulastadium, während der Schwanzknospenbildung im Gange ist, obwohl hier der Urmundrand als solcher nicht mehr existiert. Der Umdrehungspunkt wird immer weiter entlang der jetzt vorspringenden Schwanzknospe ventrokaudal verschoben, bis er zuletzt die Schwanzspitze erreicht, wo das Mesoderm direkt an das Neuralrohr angrenzt. Die Mesodermbildung nach dem Neurulastadium lässt sich auf diese Weise jedenfalls als die Fortsetzung der Rumpfmesodermbildung betrachten.

Seitenplatte. Das Anlagefeld der Seitenplatte sowohl für die vordere wie auch für die hintere Körperhälfte schliesst sich ventral an das der Somiten an. Die präsumptive Rumpfseitenplatte wird während der Gastrulation (vorderes Material) oder während der Neurulation (hinteres Material) um die ventrale oder ventrolaterale Urmundlippe eingerollt. Die präsumptive Schwanzseitenplatte, welcher nur eine geringe Quantität zukommt, wird erst nachträglich, wahrscheinlich gleichzeitig mit dem Schwanzsomitenmaterial, ins Keiminnere gebracht. Das Seitenplattenmaterial begleitet also während der ganzen Formbildungsperiode das Somitenmaterial des entsprechenden Abschnittes. Es steht also wohl nichts im Wege, zu schliessen, dass auch für Seitenplattenmaterial prinzipielle Einheitlichkeit der Bildungsweise in den verschiedenen Körperabschnitten besteht.

Neuralrohr. Für das Schwanzneuralrohr haben wir gezeigt, dass es durch longitudinale Streckung des kaudalen Abschnittes der eigentlichen Neuralanlage entsteht. Allerdings ist die Streckung nicht auf das Schwanzmaterial allein beschränkt, sondern ist dem gesamten präsumptiven Rückenmark gemeinsam. An der Stärke der Streckung ist aber das Schwanzmaterial dem vorderen Material überlegen.

Chorda. Die präsumptive Chorda wird während der Gastrulation um die dorsale Urmundlippe eingerollt. Auch das kaudale Ende der Chordaanlage ist schon kurz nach dem Urmundschluss vollständig eingerollt. Während des Neurula- und des Schwanzknospenstadiums wird die präsumptive Schwanzchorda äusserst stark gestreckt, indem sie mit der Neuralanlage in enger Verbindung bleibt. Wiederum ist aber zu bemerken, dass die Streckung in der ganzen Chordaanlage nachweisbar ist, und dass sich die Schwanzchorda nur durch Intensität und Dauer der Streckung von der Rumpfchorda unterscheiden lässt.

Darm. Unsere Versuche haben wahrscheinlich gemacht, dass der Schwanzdarm aus dem Material gebildet wird, das zuletzt als der Dotterpfropf ins Innere eingezogen wird. Durch nachträgliche Streckung gelangt das Material in die Schwanzknospe. Bijtel (1932) hat angenommen, dass dieses Material um die ventrale Urmundlippe der Neurula eingerollt wird. Falls dies der Fall sein sollte, hätte man grosse schwierig-

keit, die Schwanzdarmbildung mit Rumpfdarmbildung in Verbindung zu setzen. Denn der Rumpfdarm wird bekanntlich nicht um die Urmundlippe eingerollt, sondern von dieser umwachsen.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass die Bildung der hinteren Körperhälfte keineswegs als ein selbständiger Sondervorgang von der Bildung der vorderen Hälfte zu unterscheiden ist. Die beiden sind vielmehr als zwei Perioden aufzufassen, die an einem einheitlichen Vorgang erkannt werden können.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Die Formbildung der hinteren Körperhälfte wurde bei *Triturus pyrrhogaster, Hynobius nebulosus* und *H. retardatus* mit der lokalisierten Farbmarkierungsmethode Vogts analysiert.

2) Im Neurulastadium befindet sich dorsal zum Urmund, im kaudalen Abschnitt der Neuralplatte das Somitenmaterial. Das Somitenfeld beschränkt sich indessen nicht nur auf die dorsale Urmundlippe, sondern greift in die laterale Urmundlippe (bei *Hynobius* bis in die ventrolaterale Lippe) hinein.

3) Sowohl für den dorsalen wie auch für den lateralen Teil dieses Somitenfeldes lässt sich zeigen, dass die dem Urmund nahe Hälfte die Rumpfsomiten, die vom Urmund entfernte die Schwanzsomiten hervorbringt. Im allgemeinen besteht die Regel, dass das näher zum Urmund liegende Material die vorderen Somiten, das weiter vom Urmund liegende die hinteren liefert. Die präsumptive, kraniokaudale Achse des gesamten Somitenfeldes ist also zu der kraniokaudalen Achse des Embryos gegensinnig orientiert.

4) Die präsumptiven Somitengrenzen liegen parallel nebeneinander. Sie laufen aber bei *Triturus* schief zur Längsachse des Urmundes, indem ihr dorsales Ende näher zum Urmund, während ihr ventrales Ende entfernt vom Urmund liegt (Abb. 11, 20). Bei *Hynobius* scheinen dagegen die präsumptiven Grenzen parallel zur Urmundachse angeordnet (Abb. 14, 22).

6) Unmittelbar kranial zum dorsalen Schwanzsomitenfeld liegt das kaudale Ende der eigentlichen Neuralanlage, die präsumptive Schwanzspitze. Unsere Messungen ergaben, dass diese Stelle in der mittleren Neurula von *Triturus* 1/7–1/9 der Neuralplattenlänge (einschliesslich des Somitenfeldes) vom dorsalen Urmundende entfernt liegt (Tab. 1 u. 2).

7) Auf Grund der zahlreichen Versuche wurde das Schema der Anordnung der Organanlagen der hinteren Körperhälfte an der Oberfläche der mittleren Neurula entworfen (Abb. 20 u. 22).

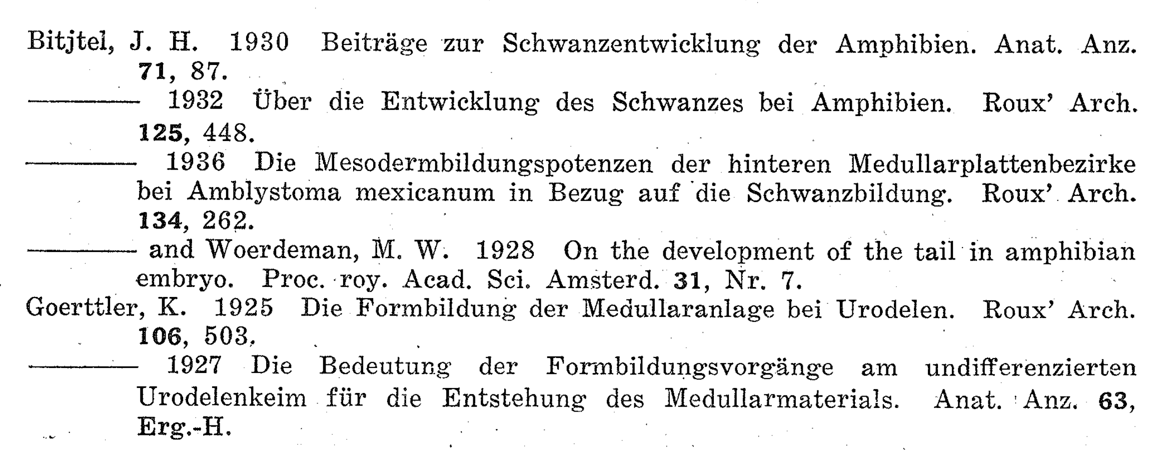
8) Während der Neurulationsphase wird die Einrollung nicht nur an der lateralen und ventralen Urmundlippe, sondern auch an der dorsalen Lippe fortgesetzt (Tafel). Dadurch wird das ganze Mesoderm des Hinterrumpfes bis zum Ende der Neurulation invaginiert. Zu dieser Zeit bleibt aber das Schwanzmesoderm nicht eingerollt, und wird erst bei der Nahtbildung der Neuralfalten als kaudale Teile derselben von der Epidermis überzogen.

9) Die weitere Gestaltungsbewegung des Schwanzmesoderms lässt sich trotzdem Fehlen des Urmundrandes doch als Fortsetzung der Bildung vom Rumpfmesoderm auffassen.

10) Im Urmundgebiet der Neurula ist neben der Einrollung noch die dorsale Konvergenz im Gang, wodurch die ventrale Grenzlinie des Somitenfeldes allmählich dorsalwärts verschoben wird (Tafel). Die im Laufe der Neurulationsphase nachweisbare Verkürzung der Urmundlänge ist hauptsächlich auf die starke longitudinale Streckung der dorsalen Urmundlippe und des kaudalen Abschnittes der Neuralplatte zurückzuführen.

11) Farbmarkierungsversuche an der alten Blastula und jungen Gastrula haben gezeigt, dass auch in diesen Entwicklungsstadien das Somitenmaterial des Hinterkörpers an der dorsalen Mittellinie zwischen dem Neural- und Chordafeld eingeschaltet vorhanden ist. Somit ist eine wesentliche Abänderung des bekannten Vogtschen Anlageplanes notwendig geworden. Ferner wurde an Hand der Markierungsversuche gezeigt, dass die von Vogt abgebildeten, langen Seitenhörner des Chordafeldes nicht vorhanden ist. Auch die Einstülpungslinie muss, dem oben erwähnten Befunde entsprechend, anders laufen, als sie im Vogtschen Plan angegeben ist. So entstand ein neuer Anlageplan der jungen Gastrula, der in vielen Beziehungen von dem von Vogt abweicht (Abb. 34).

LITERATURVERZEICHNIS



Bitjtel, J. H. 1930 Beiträge zur Schwanzentwicklung der Amphibien. Anat. Anz. **71**, 87.

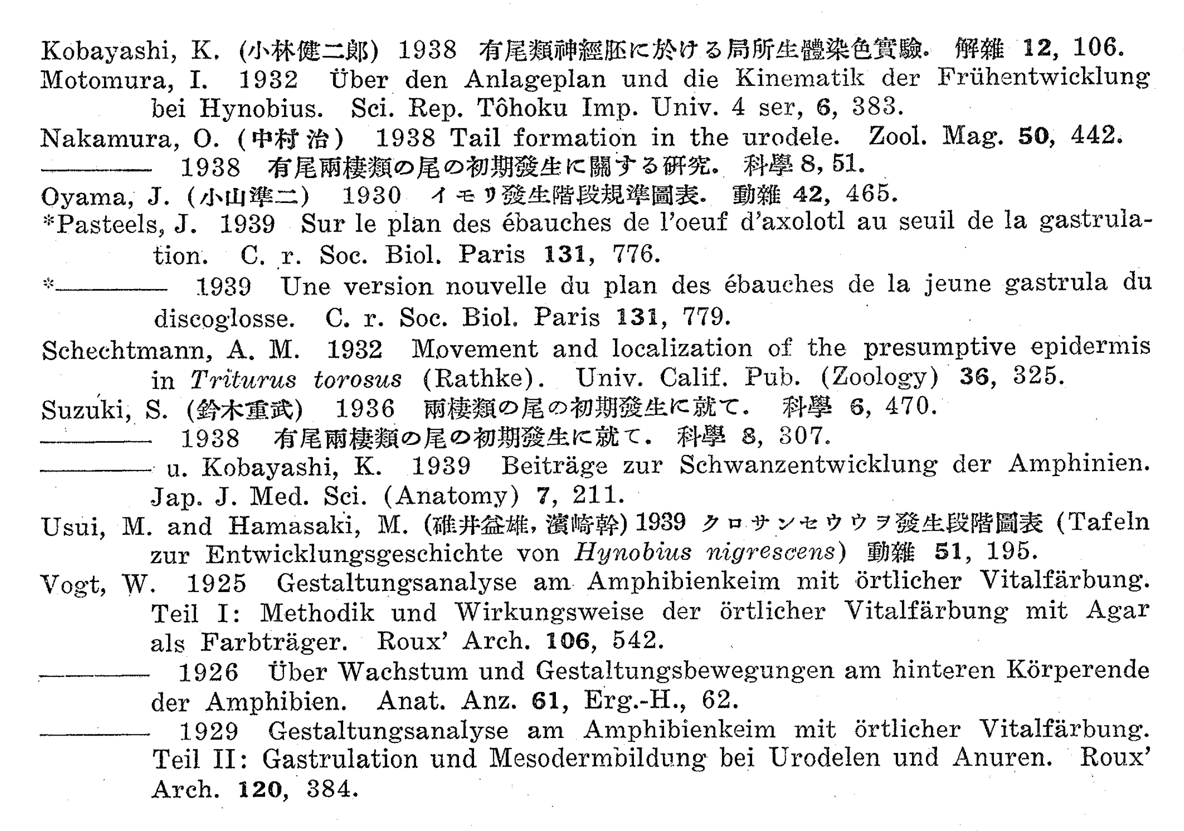
——— 1932 Über die Entwicklung des Schwanzes bei Amphibien. Roux' Arch. **125**, 448.

——— 1936 Die Mesodermbildungspotenzen der hinteren Medullarplattenbezirke bei Amblystoma mexicanum in Bezug auf die Schwanzbildung. Roux' Arch. **134**, 262.

——— and Woerdeman, M. W. 1928 On the development of the tail in amphibian embryo. Proc. roy. Acad. Sci. Amsterd. **31**, Nr. 7.

Goerttler, K. 1925 Die Formbildung der Medullaranlage bei Urodelen. Roux' Arch. **106**, 503.

——— 1927 Die Bedeutung der Formbildungsvorgänge am undifferenzierten Urodelenkeim für die Entstehung des Medullarmaterials. Anat. Anz. **63**, Erg.-H.



Kobayashi, K. (小林健二郎) 1938 有尾類神經胚に於ける局所生體染色實驗. 解雜 **12**, 106.

Motomura, I. 1932 Über den Anlageplan und die Kinematik der Frühentwicklung bei Hynobius. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. 4 ser, **6**, 383.

Nakamura, O. (中村 治) 1938 Tail formation in the urodele. Zool. Mag. **50**, 442.

——— 1938 有尾兩棲類の尾の初期發生に關する研究. 科學 8, 51.

Oyama, J. (小山準二) 1930 イモリ發生階段規準圖表. 動雜 **42**, 465.

*Pasteels, J. 1939 Sur le plan des ébauches de l'oeuf d'axolotl au seuil de la gastrulation. C. r. Soc. Biol. Paris **131**, 776.

*——— 1939 Une version nouvelle du plan des ébauches de la jeune gastrula du discoglosse. C. r. Soc. Biol. Paris **131**, 779.

Schechtmann, A. M. 1932 Movement and localization of the presumptive epidermis in *Triturus torosus* (Rathke). Univ. Calif. Pub. (Zoology) **36**, 325.

Suzuki, S. (鈴木重武) 1936 兩棲類の尾の初期發生に就て. 科學 **6**, 470.

——— 1938 有尾兩棲類の尾の初期發生に就て. 科學 **8**, 307.

——— u. Kobayashi, K. 1939 Beiträge zur Schwanzentwicklung der Amphinien. Jap. J. Med. Sci. (Anatomy) **7**, 211.

Usui, M. and Hamasaki, M. (碓井益雄, 濱崎幹) 1939 クロサンセウウヲ發生段階圖表 (Tafeln zur Entwicklungsgeschichte von *Hynobius nigrescens*) 動雜 **51**, 195.

Vogt, W. 1925 Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. Teil I: Methodik und Wirkungsweise der örtlicher Vitalfärbung mit Agar als Farbträger. Roux' Arch. **106**, 542.

——— 1926 Über Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende der Amphibien. Anat. Anz. **61**, Erg.-H., 62.

——— 1929 Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. Teil II: Gastrulation und Mesodermbildung bei Urodelen und Anuren. Roux' Arch. **120**, 384.

Wie im Vorwort bemerkt, war diese Arbeit im Sommer 1939 beendet. Da der Autor sofort zum Militärdienst einbezogen ist, konnten die beiden Arbeiten (im Literaturverzeichnis mit einem Sternchen versehen) von J. Pasteels 1939 über die Keime von Axolotl und *Discoglossus* selbstverständlich nicht mehr berücksichtigt werden. Die Untersuchung von Pasteels an den Keimen von Axolotl bestätigt nun vollauf die Ergebnisse, die unser Autor in seiner vorläufigen Mitteilung veröffentlichte. Pasteels fordert nachdrücklich, dass das Vogtsche Schema bezüglich des Umfangs der Chorda, der Anordnung der Myotome, insbesondere aber der Umgrenzung des Schwanzbezirkes geändert werden müsse. Diese Tatsache soll ganz besonders hervorgehoben werden, denn sie zeigt am klarsten, wie exakt die Untersuchung unsres Autors ist.

ERKLARUNG DER TAFEL

Schematische Darstellung der Organbildungsbewegungen während der vom Gastrulationsbeginn (a) bis zur Ausstreckungszeit der Schwanzknospe (f) auftretenden, verschiedenen Entwicklungsstadien. a: Verkleinertes Schema der Abb. 34 des Textes, dorsale Ansicht. a': Derselbe Keim, von links gesehen. b: Lokalisation der noch an der Oberfläche bleibenden, präsumptiven Organanlagen der alten Gastrula, wo der Dotterpfropf verschwunden ist, dorsal gesehen. (Vergl. Abb. 11 des Textes.) b': Derselbe Keim von links gesehen. c: Oberflächliche Lokalisation der präsumptiven Organanlagen im Medullarplattenstadium, dorsale Ansicht. (Vergl. Abb. 20 des Textes.) c': Derselbe Keim von links gesehen. d: Oberflächliche Lokalisation der präsumptiven Organanlagen im späten Neurulastadium, wo die Medullarplatte zum Medullarrohr übergeht. Schräg von hinten gesehene Dorsalansicht. d': Derselbe Keim von links

gesehen. e und f : Lokalisation der Organe des Hinterkörpers kurz vor der Ausbildung der Schwanzknospe (e) und zu Beginn dieser Ausstreckung (f); von links gesehen. Die Haut ist teilweise weggelassen, um das Innere zu zeigen. (Vergl. Abb. 28 des Textes.) Ch : Chorda dicht punktiert ; E : Hautektoderm weit gestrichelt ; Eg : Einstülpungsgrenze des Urmundschlusses ; eg : Einstülpungsgrenze der Gastrulation ; Gl : Ganglienleiste gestrichelt und punktiert ; J : Invaginationspunkt ; M : Somiten ; N : Medullaranlage dicht gestrichelt ; NF Neuralfalte ; NP : Neuralplatte ; NR : Neuralrohr ; P : Hintere Rumpfsomiten fein punktiert ; PrC : Prächorda od. das erst nach innen einwandernde Material hell punktiert ; R : Rumpfsomiten fein punktiert ; r (Spl) : Rumpfseitenplatte etwas hell punktiert ; T : Schwanzsomiten ausserhalb der Einstülpungsgrenze dicht punktiert ; t : Schwanzseitenplatte ausserhalb der Einstülpungsgrenze etwas hell punktiert ; U : Spätere Urmundrinne ; V : Vorniere.

Annot. Zool. Japon., Vol. 21, No. 4

N
T
Ch
Eg
R
Eg
PrC
eg
eg
J
a

N
Gl
T
R
t
r
Eg
b

Eg
eg
N
E
Ch
T
t
R
Eg
r
PrC
eg
U
J
a′

N
Gl
Eg
E
T
Ch
R
t
r
Eg
b′

M
eg
NR
P
Spl
(r)
Gl
T
Eg
t
e

Plate 6

